

JAHRBUCH FÜR
MORPHOLOGIE UND MIKROSKOPISCHE ANATOMIE
ERSTE ABTEILUNG

GEGENBAURS MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH

begründet von G. Gegenbaur, weitergeführt von
G. Ruge, E. Göppert, A. Benninghoff, H. Stieve



Unter Mitwirkung der Professoren

Dr. A. DABELOW in Mainz, Dr. D. STARCK in Frankfurt/Main

Dr. K. GOERTTLER in Freiburg i. Br., Dr. K. NIESSING in Marburg/Lahn



HERAUSGEGEBEN VON

PROF. DR. H. BECHER

MÜNSTER/WESTF.

UND

PROF. DR. G. HERTWIG

HALLE (S.)




99. BAND

MIT 2 FARBTAFELN, 365 ABBILDUNGEN UND 60 TABELLEN

G. HERTWIG ZUM 70. GEBURTSTAG



LEIPZIG 1958
AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT
GEEST & PORTIG K.-G.



Digitized by the Internet Archive
in 2024

Inhalt des Neunundneunzigsten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben im April 1958

Glückwunsch für Herrn Professor Hertwig zum 70. Geburtstag.....	1
<i>D. Starck</i> , Beitrag zur Kenntnis der Armtaschen und anderer Hautdrüsenorgane von <i>Saccopteryx bilineata</i> TEMMINCK 1838 (Chiroptera, Emballonuridae). Mit 8 Abbildungen	3
<i>H. Hofer</i> , Vergleichende Beobachtungen über die kranio-cerebrale Topographie von <i>Daubentonina madagascariensis</i> (GMELIN, 1788). Mit 9 Abbildungen.....	26
<i>H. Oboussier</i> , Zur Kenntnis der Wuchsform von Wolf und Schakal im Vergleich zum Hund. Mit 11 Abbildungen und 5 Tabellen	65
<i>G. Bahling</i> , Die Entwicklung des Querschnittes der großen Extremitätenknochen bis zum Säuglingsalter. Mit 39 Abbildungen	109
<i>H. Krauss</i> , Ein Beitrag zur funktionellen Anatomie des Centrum tendineum des Zwerchfells von Hund und Katze. Mit 7 Abbildungen	189
<i>G. Geiger</i> , Knochen-, Muskel- und Nervenbefunde bei einer rechtsseitigen Abrachie eines Hundewelpen unter Beachtung des entsprechenden Rückenmarkabschnittes. Mit 6 Abbildungen und 4 Tabellen	233

Zweites Heft

Ausgegeben im September 1958

<i>O. Veit</i> , Über eine chordaähnliche Umbildung des Darmdaches vor der Praechordalplatte bei <i>Rana fusca</i> . Mit 1 Farbtafel und 4 Abbildungen	257
<i>T. v. Lanz</i> und <i>A. Hennig</i> , Rollwirkungen des Systems der Membrana vasto-adductoria am durchschnittlich geformten Schenkelbein. Mit 21 Abbildungen	262
<i>J. Thierfelder</i> , Die Lungenfrisch- und -trockengewichte sowie das anatomische Lungenvolumen bei der Albinoratte in verschiedenen Lebensaltern. Mit 6 Abbildungen und 9 Tabellen	286
<i>H. R. Rufer</i> , Die Thoraxinnenmaße und die Zwerchfellgröße bei der Albinoratte in verschiedenen Lebensaltern. Mit 11 Abbildungen und 9 Tabellen	317

<i>G. H. Schumacher</i> , Zur Morphologie des Mundbodens der Urodelen. Mit 10 Abbildungen.....	344
<i>D. Kadanoff, P. Boev und M. Balan</i> , Über mikrokephale Schädel. Mit 3 Abbildungen und 3 Tabellen	372
<i>H. Gerbis</i> , Das Fußskelett des Menschen im Lichte der Verwringungslehre. Mit 3 Abbildungen	392
<i>R. Bertolini</i> , Die Entwicklung der Zwischenwirbelabschnitte des Halses beim Hühnchen. Mit 4 Abbildungen	407
<i>R. Willnow</i> , Eine Variation der Lamina pretrachealis beim Menschen. Mit 1 Abbildung.....	421

Drittes Heft

Ausgegeben im Dezember 1958

<i>D. Roll</i> , Über die Arterien der Pars caudalis des menschlichen Rückenmarkes und das Vorkommen arterio-venöser Anastomosen im Stromgebiet der A. radicularis magna. Mit 13 Abbildungen und 3 Tabellen	425
<i>K. Noeske</i> , Über die arterielle Versorgung des menschlichen Rückenmarks. Mit 16 Abbildungen und 4 Tabellen	455
<i>A. Lieber</i> , Der Thymus von <i>Sicyases sanguineus</i> Müller und Troschel. 1. Mitteilung: Durch Thymektomie bewirkte Veränderung der Körperform. Mit 18 Abbildungen, 1 Farbtafel und 11 Tabellen.....	498
<i>D. Bierwolf</i> , Die Embryogenese des Hydrocephalus und der Kleinhirnmißbildungen beim Dreherstamm der Hausmaus. Mit 20 Abbildungen.....	542
<i>D. Kadanoff</i> , Über die Erscheinungen des Umbildungsprozesses der Finger- und Zehenstrecker beim Menschen. Mit 22 Abbildungen.....	613
<i>H.-J. Kretschmann</i> , Die morphologisch-funktionellen Beziehungen zwischen Aorta und Trunci lumbales, Cisterna chyli, Ductus thoracicus beim Hund. Mit 12 Abbildungen	662
Buchbesprechungen	679

Viertes Heft

Ausgegeben im Januar 1959

<i>H. Hoepke</i> , Ein mißbildeter Schädel aus einem fränkischen Grab bei Heidelberg-Dossenheim. Mit 9 Abbildungen	691
<i>B. Klause</i> , Die Morphologie der oberflächlichen Facialismuskulatur beim Schaf (<i>Ovis aries</i>). Mit 8 Abbildungen.....	710

<i>O. Slabý</i> , Studium zum Problem des segmentalen Ursprungs der Okzipital-region des Vogelschädels. Mit 26 Abbildungen	752
<i>H. J. Clemens</i> und <i>H. Richter</i> , Das Haemo-, Myelo- und Splenogramm der Wanderratte (<i>Rattus norvegicus</i> , braun) unter normalen Lebensbedingungen und nach Lauftraining. Mit 8 Tabellen	795
<i>J. Schreiber</i> , Das Ganglion cervicale superius von <i>Bos taurus</i> . Ein Beitrag zur Kenntnis der Pars cephalica et cervicalis systematis autonomici der Ruminantier. Mit 2 Abbildungen	821
<i>V. Simić</i> und <i>Ž. Janković</i> , Prominentiae Osseae Transitoriae Mandibulares et maxillares Equorum. Mit 10 Abbildungen	838
<i>H. Stephan</i> , Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insektivoren-gehirnen. III. Hirn-Körpergewichtsbeziehungen. Mit 1 Abbildung und 3 Tabellen	853
<i>P. Dullemeijer</i> , A Comparative Functional-anatomical Study on the Heads of some Viperidae. With 54 figures and 1 table	881
<i>H. R. Srinivasachar</i> , The development of chondrocranium in <i>Arius jella</i> Day (<i>Ariidae</i>) and <i>Plotosus canius</i> Ham. (<i>Plotosidae</i>) with an account of their inter-relationships. With 10 figures	986



Günther Hertwig

Lieber Herr Kollege Hertwig!

Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch entbietet Ihnen zur Vollendung des 70. Lebensjahres herzliche, von Dankbarkeit erfüllte Glückwünsche und überreicht, wie es unter Forschern Brauch ist, als Jubiläumsgabe eine Sammlung wissenschaftlicher Arbeiten, die nach dem Wunsche der Autoren Ihnen in Freundschaft und Verehrung gewidmet sind.

Wenngleich Ihre vielseitigen Forschungen und wissenschaftlichen Arbeiten vornehmlich Problemen der experimentellen und quantitativen Zellforschung zugewandt sind, so haben Ihre entwicklungs-

physiologischen Untersuchungen auch unmittelbare Beziehungen zum Interessenbereich des Morphologischen Jahrbuchs gefunden. Schon vor 27 Jahren (1931) haben Sie einen wertvollen Beitrag über die Entstehung von Gigasvarietäten durch die gleichzeitige Verdoppelung der Chromosomenzahl und des Chromosomenvolumens bei *Artemia salina* in unserer Zeitschrift veröffentlicht.

Außer Ihrer Mitarbeit als Autor aber gebührt Ihnen besonderer Dank dafür, daß Sie nach dem Tode von Hermann Stieve und Alfred Benninghoff die Herausgabe des Morphologischen Jahrbuchs im Jahre 1954 übernommen und damit zum lebendigen Fortbestehen der traditionsreichen anatomischen Zeitschrift ein bleibendes Verdienst erworben haben. Empfangen Sie, verehrter Jubilar, unsere aufrichtigen Wünsche und den Dank für Ihren Einsatz am gleichen Werk.

Leipzig und Münster, 4. März 1958

AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT
GEEST & PORTIG K.-G.

H. BECHER

Beitrag zur Kenntnis der Armtaschen und anderer Haut-
drüsenorgane von *Saccopteryx bilineata* TEMMINCK 1838
(*Chiroptera, Emballonuridae*)¹

Von

D. Starck

Mit 8 Abbildungen

(Eingegangen am 11. November 1957)

Bei der neotropischen Kleinfledermausgattung *Saccopteryx* ist seit langem ein auffallendes, als drüsenartig gedeutetes Organ am Propatagium bekannt. Pallas hat bereits 1775 auf diesen Beutel hingewiesen. Gray (1845) bestätigt in einer kurzen Mitteilung den makroskopischen Befund. Krauß (1846) beschreibt das Gebilde als „Drüsensack“, der mit einer fettartigen Masse ausgefüllt ist (Untersuchung eines männlichen Tieres). Auf Grund dieser Angabe rechnet Leydig (1857) das Organ zu den Talgdrüsen. Dobson (1878) erwähnt, daß der Vorderarmbeutel im weiblichen Geschlecht rudimentär sei. Er findet bereits, daß das Innere des Gebildes Falten besitzt und ein scharf ammoniakalisch riechendes Sekret von rötlicher Farbe enthält. Das gut erbsengroße Organ wölbt sich nach der Unterseite der Flughaut vor. Es liegt dicht vor dem Ellenbogengelenk und öffnet sich mit einem Schlitz nach dorsal. Krauß hat ferner nachgewiesen, daß zwei Muskeln an die lippenartigen Ränder der Drüsentasche herantreten und als Öffner des Schlitzes dienen. Mit diesen wenigen Angaben sind unsere bisherigen Kenntnisse der Armbeutel im wesentlichen erschöpft. Im taxonomischen Schrifttum werden sie wiederholt erwähnt, da sie in der Genusdiagnose eine Rolle spielen (Felten, 1955; Sanborn, 1937). Der Feinbau scheint bisher nie untersucht zu sein. Im vergleichend anatomischen Schrifttum werden die Organe gewöhnlich als „Vorderarmdrüsen“ erwähnt,

¹ Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

ohne daß neue Befunde vorgelegt werden. Schaffer (1940) erwähnt die Armtaschen und reproduziert eine Abbildung nach Krauß (1846). Eigene Untersuchungen waren offenbar auch diesem hervorragenden Kenner der Hautdrüsenorgane mangels Materials nicht möglich. Weber (1928) und v. Eggeling (1931) erwähnen die Gebilde kurz als „Drüsen“, ohne auf ihre Natur näher einzugehen. Grassé (1955) erwähnt die Taschen und ihre Lagebeziehungen ebenfalls, schreibt aber weiter «le tégument du saccule contient des glandes sébacées dont les secrets restent dans la cavité». Homologe Gebilde wurden bei den nahe verwandten Emballonuriden-Gattungen *Peropteryx* und *Balantiopteryx* nachgewiesen. Natterer (1847) hat das Gebilde bei *Peropteryx* abgebildet, Reinhardt (1849) gibt eine kurze Beschreibung. Die Organe sind viel kleiner als bei *Saccopteryx* und sollen den Weibchen vollständig fehlen. Die bei *Saccopteryx* beschriebenen Falten im Inneren der Beutel fehlen. Auch liegt der Beutel etwas weiter distal. Felten (1955) erwähnt die Hauttaschen bei *Peropteryx macrotis macrotis* (Wagner) und bei *Balantiopteryx plicata plicata* (Peters). Bei *Balantiopteryx* liegen sie „im Zentrum des Propatagiums, halbmondartig. Öffnung nach innen (medial?) parallel zum Körper, bei den Männchen stärker ausgebildet als bei den Weibchen.“ Für *Peropteryx* gibt der gleiche Autor an „Hauttaschen größer als bei *B. plicata*, nach außen geöffnet.“

Die Hautdrüsenorgane bei Säugetieren finden in letzter Zeit besonders in Hinblick auf ihre Bedeutung im Sexual- und Markierungsverhalten (Territoriumabgrenzung) mehr und mehr Beachtung (Bourlière, Hediger, Fiedler). Andererseits ist die außerordentlich große Mannigfaltigkeit der morphologisch-histologischen Differenzierungen an sich von Interesse. Aufklärung des Baues durch genaue Untersuchung ist in jedem Einzelfall nötig und kann, wie auch vorliegende Untersuchung zeigt, zu Überraschungen führen. Gerade auf dem Gebiet der Drüsenmorphologie haben Verallgemeinerungen und Analogieschlüsse wiederholt zu Fehldeutungen geführt. So habe ich gerne die Gelegenheit wahrgenommen, an dem von Herrn Dr. H. Felten 1952 bis 1954 in El Salvador gesammelten Material von *Saccopteryx bilineata* die Armtaschen und einige weitere Hautdifferenzierungen zu untersuchen, zumal eine histologische Bearbeitung noch aussteht¹. Wenn diese Untersuchung auch noch

¹ Den Herren Prof. Dr. R. Mertens und Dr. H. Felten, Senckenberg-Museum Frankfurt am Main, bin ich für die Überlassung des wertvollen Materials zu größtem Dank verpflichtet.

nicht die Bedeutung und Natur der Armtaschen klären konnte, so ergaben sich doch einige neue Befunde, die der Beachtung wert erscheinen und hoffentlich zu weiterer Nachprüfung anregen.

Mir stand folgendes Material zur Verfügung:

Saccopteryx bilineata, Temminck 1838, 3 Männchen, 8 Weibchen; El Salvador (November 1952, März 1954).

Balantiopteryx plicata plicata, Peters 1867, 1 Männchen; El Salvador Fixation: Alkohol.

Die Alkoholkonservierung erwies sich als ausreichend, um Aufschluß über die morphologischen Verhältnisse zu gewinnen und histologische Details zu klären, wie auch Schaffer viele Einzelheiten der Drüsenmorphologie an Alkoholmaterial untersuchen mußte. Naturgemäß reicht die Alkoholkonservierung allerdings nicht aus, um histochemische Untersuchungen, die von größtem Interesse wären, durchzuführen.

Außer den Armtaschen wurden bereits bei makroskopischer Inspektion der Tiere (S. und B.) polsterartige paarige Gebilde in der Kinngegend, unmittelbar hinter dem Kieferrand, beobachtet. Bei *Saccopteryx* fand sich weiterhin ein eigenartiges zitzenförmiges Gebilde in der Kehlgegend. Der Verdacht auf spezifische Drüsenorgane lag nahe und wurde durch die Untersuchung bestätigt. Im folgenden sollen neben den Armtaschen auch Kinndrüsen und Kehldrüsen von *Saccopteryx*, die bisher noch unbekannt waren, berücksichtigt werden.

1. Die Armtaschen von *Saccopteryx bilineata*

Die Armtaschen von *Saccopteryx* zeigen einen deutlichen Sexualdimorphismus. Sie sind beim Männchen erheblich größer als beim Weibchen. Die größte Länge beträgt beim erwachsenen Männchen durchschnittlich 10 mm, beim erwachsenen Weibchen höchstens 8 mm. Deutlicher ist der Unterschied in der Dicke. Beim Männchen sind die Gebilde als kuglige, etwa erbsengroße derbe Anhängsel am Vorderarm von der Unterseite der Flughaut her zu sehen (Abb. 1a, b). Die auf der Dorsalseite gelegene Mündung ist schlitzförmig, ihre Ränder sind nicht nennenswert verdickt. Sie liegen im Propatagium, und zwar dem Vorderarm näher, diesem mit ihrer Längsachse etwa parallel. Beim Weibchen sind die Organe von ventral bei genauer Betrachtung gut sichtbar. Sie heben sich jedoch nicht so deutlich wie beim Männchen ab, da sie flacher sind und vor allem nicht durch den Pigmentmangel hervorstechen. Die Armtaschen der Männchen sind von einer völlig pigmentfreien Epidermis ausgekleidet (Abb. 1d). Im Inneren sind, wenn man den Öffnungsschlitz etwas auseinanderzieht, 8 bis 14 breite kammartige

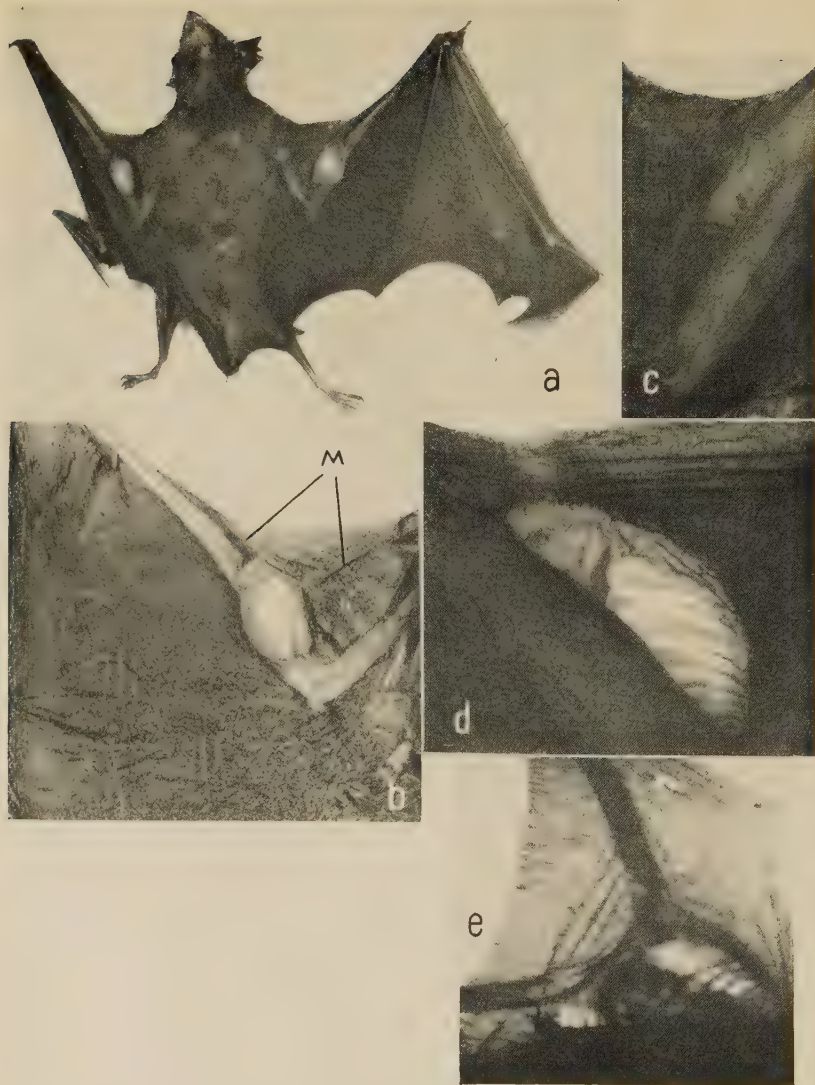
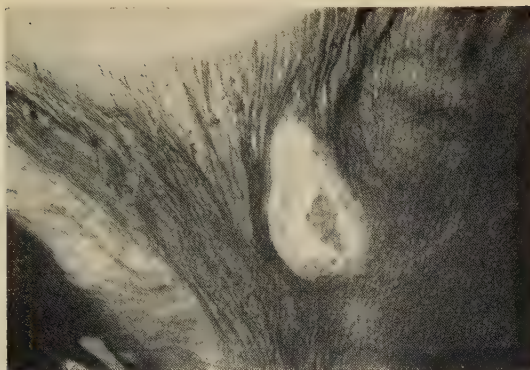


Abb. 1. *Saccopteryx bilineata*: a) erwachsenes Männchen von ventral; b) gleiches Tier wie a), rechte Armtasche von ventral. M: Muskeln, die im Propatagium zur Tasche ziehen; c) erwachsenes Weibchen, Einblick in die Öffnung der Armtasche von dorsal her. Rechter Flügel; d) erwachsenes Männchen, Einblick in die Taschenöffnung von dorsal her. Beachte die Faltenbildung. Linker Flügel; e) gleiches Präparat wie d), aufgeheilt.

Leisten sichtbar (Abb. 1d, e). Diese füllen die proximalen $\frac{2}{3}$ des Beutels aus. Auch der Armbeutel des Weibchens besitzt Falten (Abb. 1c), doch sind diese sehr viel niedriger und geringer an Zahl



a)



b)

Abb. 2. *Balantiopteryx plicata*, erwachsenes Männchen: a) ganzes Tier von dorsal; b) Einblick in die linke Armtasche von dorsal.

(3 bis 4), als im männlichen Geschlecht. Bei dem einen von mir untersuchten Männchen von *Balantiopteryx* (Abb. 2) lag der Beutel genau im Zentrum des Propatagiums, in der Beuge des Ellenbogengelenkes, gleich weit vom Ober- und Unterarm entfernt. Die Länge der Öffnung betrug 5 mm. Der äußere (laterale) Rand des Schlitzes war wulstartig verdickt. Von ventral her ist der Beutel nicht sichtbar. Falten fehlen vollständig. Bei *Saccolpteryx* greifen zwei strangartige Gebilde, die bereits von Krauß (1846) erwähnten Muskeln, an der Armtasche an. Der längere Muskel zieht von der vorderen Kante der Tasche annähernd parallel zum Humerus nach vorn, medial in die Gegend des Schultergelenkes. Der distale Zug verläuft vom distalen Ende der Tasche parallel zum Vorderarm distalwärts (Abb. 1b, e). Die Muskeln sind von ventral besser zu sehen als von dorsal. Es handelt sich um quergestreifte Muskulatur.

Zur histologischen Untersuchung wurden die Drüsen zusammen mit den angrenzenden Teilen der Flughaut in Serie geschnitten. Paraffineinbettung, Schnittdicke 10 μ und 12 μ . Färbungen: Azan nach Heidenhain, Haematoxylin Weigert-Eosin, Trichromfärbung (Goldner), Htx.-van Gieson, Eisenhaematoxylin nach Heidenhain, Pikroindigokarmin, Mucikarmin, Bodian- und Turnbull-Fe-Reaktion.

Die Ellenbogentasche liegt dem Vorderarm an seiner radialen Seite an (Abb. 1a, b, d; 3) und setzt sich breitbasig auf den Vorderarm fort. Der innere Rand des Schlitzes fällt mit der Kante des Vorderarmes zusammen. Wir besprechen zunächst die Verhältnisse beim Männchen. Bei einem im November (22. 11. 52) gefangenen Tier zeigt sich sehr deutlich, daß die Falten der Taschenwand vom Arm nach dem Propatagium hin an Höhe zunehmen. Im ganzen konnten vierzehn Falten konstatiert werden; davon lagen vier an der dem Vorderarm zugekehrten Wand der Tasche, die übrigen auf der Gegenseite.

Die der propatagialen Öffnung am nächsten liegende Falte ist besonders groß und mit mehreren (fünf) Sekundärfalten besetzt. Sie schiebt sich klappenartig in das Lumen des Beutels vor. Die Zahl der Falten scheint zu variieren. Bei einem Männchen vom 31. 10. 1952 (Abb. 3b) fand ich nur 8 bis 10 Falten. Überraschend ist nun der Befund, daß bei allen untersuchten Tieren die Wand des Vorderarmbeutels völlig frei von Drüsen jeglicher Art ist. Ebenso fehlen Haaranlagen. Zwischen den Falten bildet die Taschenwand alveolenähnliche Säckchen. Die Septen zwischen diesen Alveolen setzen sich basal in die Flughaut fort. Die Wand der Tasche

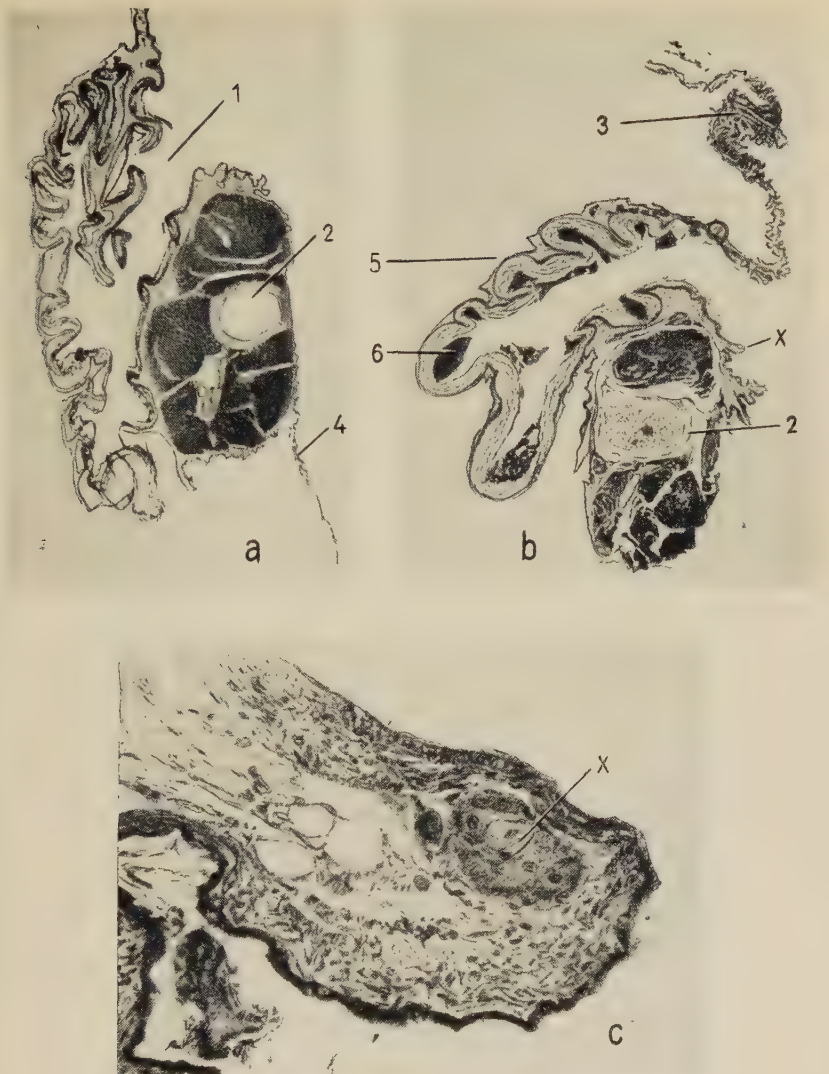


Abb. 3. *Saccopteryx bilineata*, erwachsenes Männchen: a) und b) Querschnitte durch den Vorderarm mit der Armtasche; c) die in Abbildung 3b mit X bezeichnete Stelle in der Nähe des Tascheneinganges stark vergrößert. Talgdrüse. 1: Tascheneingang; 2: Radius; 3: Propatagium; 4. Postpatagium; 5: alveolenartige Divertikel; 6: Tascheninhalt.

ist durchweg einheitlich gebaut, das heißt, es besteht keine Struktur-differenz zwischen dem Fundus der Alveolen und dem Kamm der Falten. Grundlage der Taschenwand ist eine derbfaserige Binde-

gewebslage. Stellenweise findet sich an der Basis der Falten eine reichliche Einlagerung von Fettgewebe (Abb. 4a). Quergestreifte Muskelfasern strahlen von peripher her in die Taschenwand ein und heften sich teilweise sehnig an dem derben Bindegewebe an.

Die Flughaut ist im Bereich der Taschen relativ gut vaskularisiert, und zahlreiche Gefäße dringen in die Septen ein (Abb. 4a). Auch lassen sich im Bindegewebe der Taschenwand Nervenfasern nachweisen. Das Epithel der inneren Auskleidung der Armtaschen ist völlig frei von Pigment, während das äußere (ventrale) Integument spärlich Pigmentzellen enthält. Das innere Epithel ist niedrig, meist dreischichtig, und hat den Charakter eines Plattenepithels (Abb. 4b). Die Epidermis des Inneren der Tasche trägt nun eine mächtige, aufgelockerte Hornschicht von lamellärer Struktur, die am Schnittpreparat ungefähr die 5- bis 7fache Dicke des Epithels aufweist (Abb. 3, 4a, b). Irgendwelche morphologisch faßbaren Phasen des Verhornungsprozesses sind nirgends zu finden. Ebenso wenig konnten an unserem Material jahreszeitliche oder saisonbedingte Unterschiede nachgewiesen werden. Männchen vom März zeigten das gleiche Bild wie Tiere aus dem November. Leider lag kein Material aus den Sommermonaten vor. In Einzelfällen war der Hornbelag wohl durch nachträgliche Einwirkung abgeschilfert. Bei den meisten Tieren war das Lumen der Tasche leer. Bei einigen aber, so besonders bei einem Männchen vom 31. 10. (Abb. 3b, 4a), enthielt die Tasche eine schmierige Masse, die im mikroskopischen Bild eine fein granuläre Beschaffenheit zeigte. Dieser Inhalt färbt sich mit verschiedenen Farbstoffen intensiv an (mit Azan oder Goldner: rot; mit Haematoxylin: blauschwarz; die Turnbull-Reaktion war negativ). Eigenartigerweise waren nun keinerlei Hinweise auf die Herkunft dieser Substanz aus dem morphologischen Befund zu gewinnen. Drüsen fehlen, wie gesagt, vollständig.

Die Hornschicht zeigte keinerlei Besonderheiten in leeren und gefüllten Taschen, weder in der Struktur noch in der Dicke. Die Vermutung, daß dieser Inhalt von außen her in die Armtaschen gelangt und nicht in loco gebildet wird, ist jedenfalls nicht von vornherein von der Hand zu weisen. Weibliche Tiere bieten ein völlig abweichendes Bild. Wie bereits der makroskopische Befund wahrscheinlich machte, ist die Tasche wenig entwickelt. Die typischen Falten fehlen. Pigment kommt auch in der Epidermis des Tascheninneren reichlich vor. Die Tasche ist, wie beim Männchen,

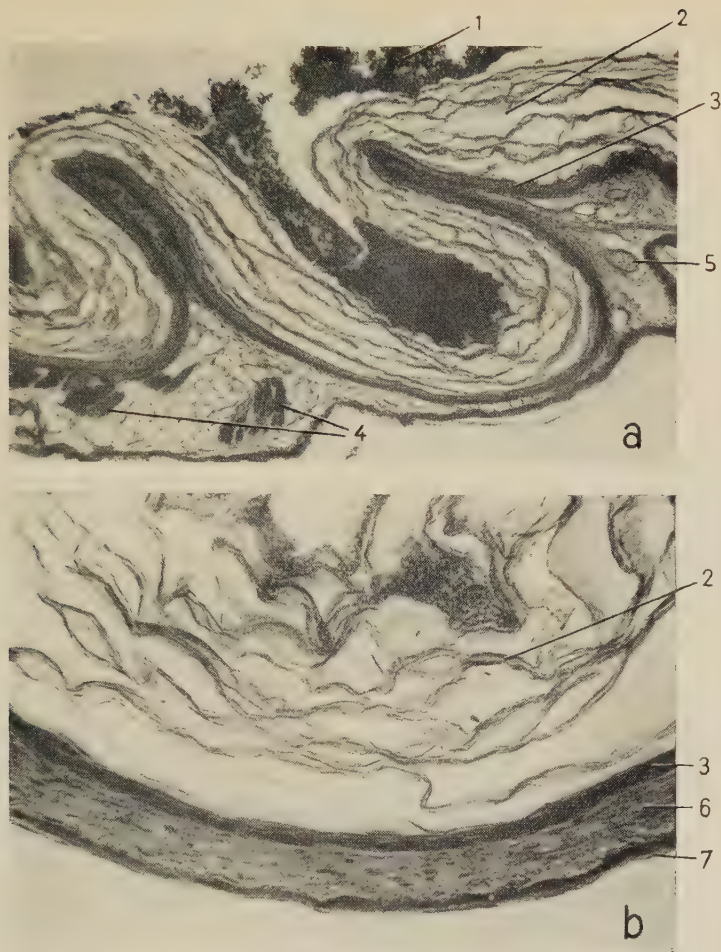


Abb. 4. *Saccopteryx bilineata*, erwachsenes Männchen, Ausschnitte aus der Wand der Armtasche bei starker Vergrößerung. a) Übersicht der Taschenwand und der Septen; b) Taschenwand. 1: Tascheninhalt; 2: aufgelockerte Hornlamellen; 3: Epithel der Tasche; 4: quergestreifte Muskelbündel; 5: Blutgefäße; 6: Bindegewebsstroma; 7: äußere Epidermis.

haar- und drüsenfrei. Die auffallenden Bilder der dicken lamellären Hornschicht fehlten, wie auch von uns nie Inhalt in den Armtaschen der Weibchen gefunden wurde.

Die auffallende Struktur der Armtaschen von *Saccopteryx* ließ naturgemäß die Frage auftauchen, ob ähnliche Bildungen bei Säugetieren bereits bekannt sind. Die einzige sicher vergleichbare Struktur ist unseres Wissens der von Schaffer (1940) beschriebene

Kehlbeutel von *Taphozous affinis*, einer altweltlichen Emballonurine. Dieses Gebilde mündet mit einer nach rostral konkaven schlitzförmigen Öffnung dicht hinter dem Unterkieferwinkel an der Kehle aus. Die Tiefe der Tasche beträgt etwa 3,5 mm. Über die Struktur der Tasche schreibt Schaffer:

„Die Tasche selbst ist vollkommen haar- und drüsenlos und wird nur von Epidermis mit mächtig entwickelter, lamellär aufgelockerter Hornschicht ausgekleidet; ein subkutanes Fettlager fehlt in der Taschenwand. Dagegen finden sich in ihrem Korium quergestreifte Muskelfasern eingelagert, die in der ventralen Wand quer, in der dorsalen (inneren) der Länge nach angeordnet sind.“

Auch *Taphozous* soll gelegentlich (Dobson, 1873) eine fettige, stinkende Masse in der Kehltasche enthalten. Die Abbildung 146 von Schaffer zeigt ein Bild, das bis in Einzelheiten der Armtasche von *Saccopteryx* vergleichbar ist. Außerhalb der Tasche, dicht kaudal ihrer ventralen Lippe, liegt nun aber in der Haut eine mächtige Kehldrüse, die auf zwei Papillen ausmündet. Diese zeigt merkwürdigerweise keinerlei direkte Beziehungen zum Kehlbeutel. Histologisch handelt es sich um eine Drüse, die aus zwei Anteilen besteht, eine mehr nach vorn gelegene holokrine, polyptyche Drüse vom Charakter der Talgdrüsen und eine mehr oberflächlich und kaudal gelegene Drüse, die als modifizierte apokrine Drüse aufgefaßt wird. Dieser apokrine Drüsenteil mündet scheinbar selbstständig, so daß die erwähnten Papillen nur die Mündungen der Talgdrüsen enthalten dürften. Das Organ von *Taphozous* ist strukturell völlig verschieden von der bekannten Kehldrüse der Molossiden.

Wir haben bei *Saccopteryx* die Nachbarschaft der Armtaschen auf das Vorkommen von Drüsen untersucht. Spezifische Drüsenorgane konnten im Bereich des Armes nicht aufgefunden werden. Einige winzige Talgdrüsen, wie sie sich hier und da in der Flughaut finden, kommen nahezu regelmäßig in der Nähe der Armbeutelöffnung vor (Abb. 3c).

Sie sind zu klein, um die Sekretmassen bilden zu können. Von besonderem Interesse ist in diesem Zusammenhang die Kehldrüse von *Cheiromeles*, der kaum behaarten südostasiatischen Molosside. Das Organ ist zwar im Schrifttum mehrfach erwähnt, wurde aber erst vor kurzem histologisch untersucht (Harrison und Davies, 1950).

Bei einem Weibchen von *Cheiromeles torquatus* (Alkoholmaterial) findet sich eine ausgedehnte Kehltasche, die bis an den Pectoralis

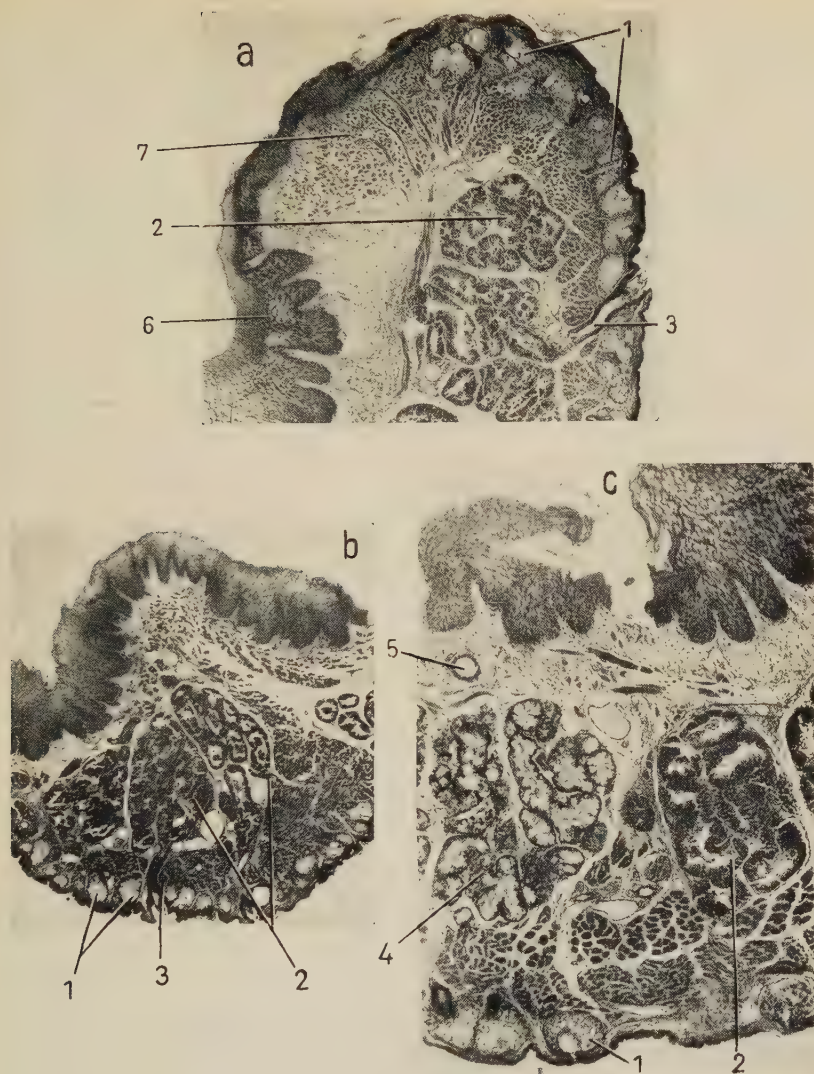


Abb. 5. *Saccopteryx bilineata*, erwachsenes Männchen, Kinnrüse: a) Übersichtsbild, Querschnitt (frontal) durch die Unterlippe; b) Zone der apokrinen Drüsen; c) apokrine Drüse des Kinnpolsters und muköse Speicheldrüse. 1: Kinnpolster mit Talgdrüsen; 2: apokrine Drüsen; 3: deren Ausführungsgang; 4. muköse Drüse; 5: deren Ausführungsgang; 6. Mundschleimhaut; 7: quergestreifte Muskulatur.

heranreicht; sie ist fast 2 cm lang und liegt subkutan. Die Tasche wird von einem geschichteten Plattenepithel ausgekleidet, das dem der Mundhöhle gleicht. Die Hornschichten schilfern ab und werden

dem Inhalt beigemischt. Jederseits findet sich eine Drüsenzzone in der Taschenwand (2:1 mm). Die Drüse besteht aus einem großen polyptychen und einem kleinen a-Drüsen-Anteil. Haare fehlen der Kehltasche völlig.

Die Autoren sind der Ansicht, daß das Zerfallsprodukt der Hornschicht einen wesentlichen (spezifischen?) Bestandteil des Kehlsackinhaltes ausmacht. Der Befund bei *Cheiromeles* weicht also durch das Vorkommen von Drüsenorganen in der Taschenwand wesentlich von dem Zustand der Armtasche bei *Saccopteryx* ab. Doch dürfte das Vorkommen des eigenartigen Zerfallsprozesses an der Hornschicht vielleicht in Parallele zu den Vorgängen bei *Saccopteryx* zu setzen sein. Über Faltenbildungen im Kehlsack von *Cheiromeles* ist nichts bekannt.

2. Die Kinndrüsen von *Saccopteryx bilineata*

Saccopteryx besitzt in beiden Geschlechtern paarige, scheinbar haarlose Warzen an der Außenseite der Unterlippe (Abb. 6a), die durch einen schmalen Streifen unveränderter Epidermis getrennt sind. Die nach dem Vestibulum oris gerichtete Fläche der Lippe (Abb. 5a) ist von dickem mehrschichtigem, nicht verhorntem Plattenepithel überkleidet, in das die Bindegewebspapillen tief eindringen. Diese Schleimhautzone erreicht nicht den freien Rand der Unterlippe. Während die typische Schleimhaut unter dem Epithel ein bindegewebiges Stratum proprium aufweist, wird die anschließende Übergangszone, die frei von Papillen ist, bereits von quergestreiften Muskelbündeln unterlagert. Im Bereich des Kinnpolsters nimmt die Höhe des nunmehr verhornten Epithels ab. Hier finden wir unmittelbar unter dem Epithel eine geschlossene Lage von Talgdrüsen. Diese besitzen ein zisternenartiges Lumen und haben runde Form, gleichen in ihrer Form also typischen alveolären Drüsen (Abb. 5c). In der Regel stehen diese Talgdrüsen mit den Bälgen sehr feiner Haare in Verbindung. Auf die Talgdrüsenzzone folgt die längs verlaufende Muskulatur. Einwärts von der Muskellage erscheint eine mächtige Schicht von a-Drüsen, die bis ins Zentrum der Lippe hineinragt (Abb. 5). Es handelt sich um monoptychen Drüsen, deren Lumen von einem hohen prismatischen Epithel begrenzt wird. Anzeichen apokriner Sekretion sind deutlich nachweisbar. Ebenso finden sich myoepitheliale Elemente. Diese zweite Drüsenart mündet mit selbständigen engen Schläuchen im unteren

(hinteren) Teil des Kinnpolsters aus. Auf die Schicht der a-Drüsen folgt nach innen nochmals eine zarte Lage vertikal verlaufender Muskulatur (Abb. 5a). In gleicher Schicht mit den a-Drüsen tritt eine weitere Drüse am medialen Rand des Polsters auf. Diese Drüse hat den Charakter einer mukösen Speicheldrüse (Mucikarminfärbung, Abb. 5c). Ihre Ausmündung in den Sulcus alveololingualis konnte in der Serie verfolgt werden. Topographisch dürfte diese Drüse ebenfalls im Kinnpolster gelegen sein.

3. Die Kehldrüse von *Saccopteryx bilineata*

Betrachtet man die Mundboden-Kehlregion von *Saccopteryx* von ventral her, so findet man bei beiden Geschlechtern eine mittlere Zone zwischen den beiden Unterkieferhälften, die durch spärlicheren Haarwuchs gekennzeichnet ist (Abb. 6a). Bereits Felten (1955) weist darauf hin, daß in diesem Areal bei männlichen Tieren eine warzenförmige behaarte Erhebung vorkommt. Wir können diesen Befund bestätigen. Häufig ist diese Warze behaart (Abb. 6b), gelegentlich aber ist sie auch fast nackt. Sie hat eine Länge von 2 bis 3 mm und ist zitzenartig ausgezogen. Bei einem erwachsenen Männchen hat die dünnbehaarte Zone, die dicht hinter dem Kiefferrand beginnt und über die Zitze kaudalwärts reicht, eine Längsausdehnung von etwa 7 bis 8 mm. Der Abstand der Zitze vom Lippenrand

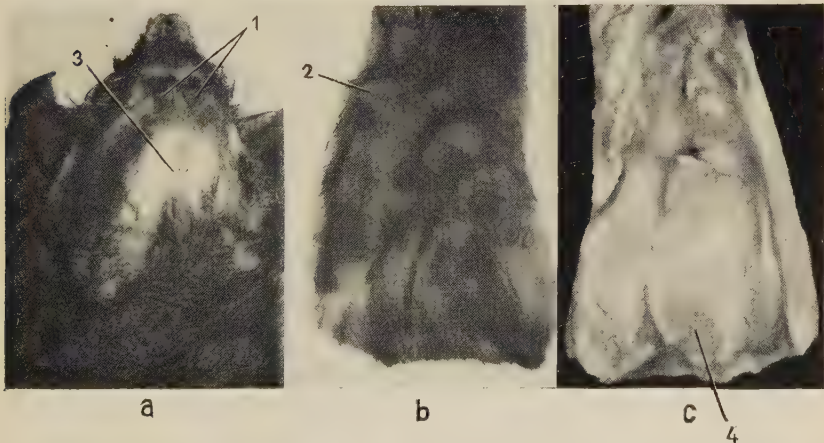


Abb. 6. Kinn- und Kehlregion von *Saccopteryx bilineata*: a) erwachsenes Weibchen, Übersicht; b) Kehlhaut mit Drüsenzitze eines erwachsenen Männchens; c) das gleiche Präparat wie b) von der Innenseite mit der großen Kehldrüse. 1: Kinnpolster; 2: Drüsenzitze, Mündung der Kehldrüse; 3: haararmes Hautfeld des Weibchens mit Mündungen von a-Drüsen; 4: Kehldrüse (Drüse II).

beträgt in der Längsrichtung 6 mm. Präpariert man vorsichtig die Haut in diesem Gebiet zurück, so erscheint ein kompakter paariger Drüsenkörper, der vorn schmaler ist als hinten (Abb. 6c). Eine gewisse Asymmetrie besteht insofern, als sich der linke Drüsenlappen ventral vor den rechten Lappen schiebt. Im Bereich der Zitze scheinen beide Lappen zusammenzuhängen. Betrachtet man die Zitze von der Spitze her bei Lupenvergrößerung, so ist deutlich die Öffnung eines Ganges zu sehen. Die Wand dieses Ganges scheint stark pigmentiert zu sein, während die Epidermis an der Außenseite der Zitze sehr pigmentarm ist. Bei weiblichen Tieren findet sich keine Warze. Im Bereich des wenig behaarten Feldes sind einige punktförmige Öffnungen sichtbar (Abb. 6a). Makroskopisch läßt sich kein Drüsenkörper nachweisen.

Die mikroskopische Untersuchung des Kehlblattes ergibt nun ein sehr eigenartiges Bild. Die Kehldrüse ist aus drei verschiedenen strukturierten Anteilen aufgebaut. An beiden Seiten findet sich ein mächtiger Körper von typischen, weitlumigen, apokrinen Drüsen. Die Epithelverhältnisse sind eindeutig. Sekretionskuppen an der dem Lumen zugekehrten Zellfläche sind deutlich. Epithelmuskelzellen sind eindeutig nachweisbar. Dieser Drüsenteil liegt vollständig oberflächlich zu dem Hautmuskel (Abb. 7b, c). Die einzelnen Drüsensäckchen sammeln sich in einem relativ engen Ausführungsgang, dessen Auskleidung aus einem drei- bis vierschichtigen prismatischen Epithel besteht und dessen Zellauskleidung reichlich Pigmenteinlagerungen besitzt. Der Gang wendet sich nach vorn, dann nach medial und läßt sich bis in die Zitze und bis zur Ausmündung auf deren Spitze verfolgen (Abb. 7a, 8). Verfolgt man die Schnittserie weiter nach medial hin, so erscheint, kaudal beginnend, ein zweiter Drüsenkörper, der unter dem Hautmuskel liegt und sich unter die zuvor besprochene a-Drüse schiebt (Abb. 7b, a). Auf den ersten Blick scheint diese Drüse, die aus zahlreichen eng gepackten, kleinen Läppchen besteht, dem hepatoiden Drüsentyp von Schaffer zuzuordnen zu sein. Genauere Untersuchung zeigt jedoch, daß dies nicht der Fall ist. Die solide erscheinenden Epithelmassen bilden in der Tat Zellschläuche, die ein sehr enges, von einem hohen einschichtigen Epithel ausgekleidetes Lumen besitzen. Das Bild hepatoider Drüsen wird durch Tangentialschnitte vorgetäuscht. Die Zellen dieses Epithels sind außergewöhnlich hoch und schlank. Gelegentlich sind auch hier Zellkuppen, wie sie für einen apokrinen Sekretionsmechanismus charakteristisch

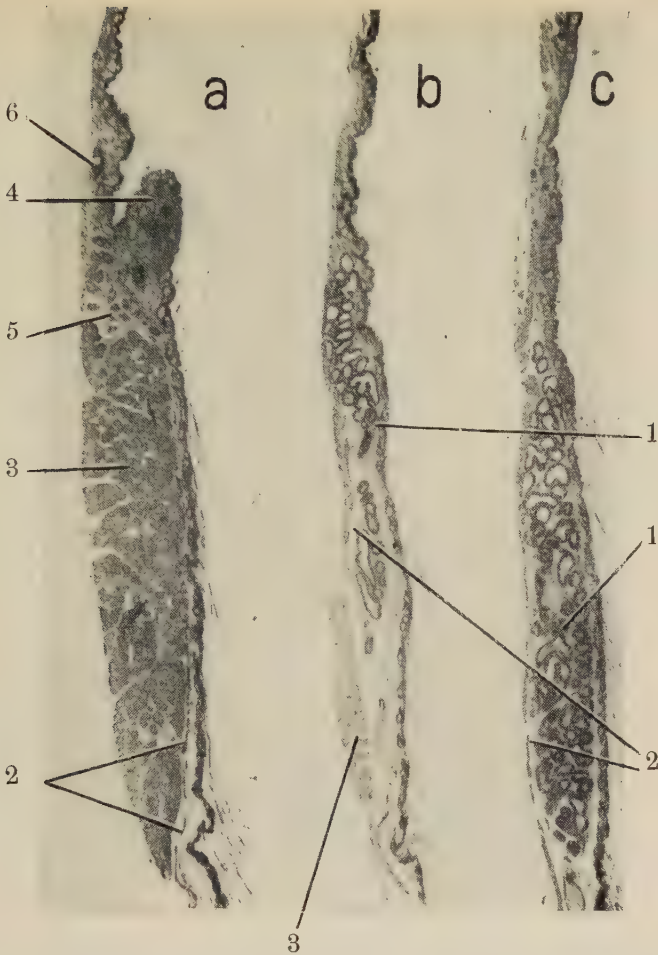


Abb. 7. Längsschnitte durch die Kehldrüse des erwachsenen Männchens von *Saccopteryx bilineata* aus dem November (gleiches Tier wie Abb. 6 b, c). 1: Drüse I, typische a-Drüse; 2: Hautmuskel; 3: Drüse II; 4: Drüsenzitze; 5: Drüse III; 6: pigmentierter Ausführungsgang der Drüse III. Die Schnitte a, b und c folgen in der Richtung von medial nach lateral aufeinander.

sind, nachweisbar. Hingegen ließen sich myoepitheliale Elemente nicht auffinden. Bei *Taphozous affinis* beschrieb Schaffer in der Kehlgegend ebenfalls eine Drüse, deren eine Teilkomponente nach der Beschreibung vollkommen dem hier geschilderten Organteil gleicht.

Schaffer ist der Meinung, daß es sich um eine modifizierte apokrine Schlauchdrüse handelt und weist darauf hin, daß auch die

plötzliche Kaliberabnahme beim Übergang in den Ausführungsgang für die gleiche Deutung spricht. Gerade die monoptychen, apokrinen Hautdrüsen sind zu zahlreichen Abänderungen befähigt. Wir müssen uns für den Befund bei *Saccopteryx* dieser Deutung anschließen. Offensichtlich handelt es sich um ein Organ, das in eigenartiger Weise spezialisiert ist. Allerdings läßt sich noch nicht mit Sicherheit ausschließen, daß der eigenartige histologische Befund nur einem besonderen Funktionszustand entspricht. Der Einfachheit halber wollen wir den typisch apokrinen Drüsenteil im folgenden als Drüse I, die modifizierte, medial und tiefer gelegene aber als Drüse II bezeichnen. Verfolgt man nun diese Drüse II nach vorn, so schließt sich ein kleinerer Drüsenabschnitt (Drüse III) an (Abb. 7a). Auch diese Drüse liegt zunächst unter dem Hautmuskel, durchbricht ihn dann aber und gelangt bis in die basalen Partien der Zitze hinein. Die Ausführungsgänge der Drüsen II und III vereinigen sich etwa im Niveau des Durchtrittes durch den Hautmuskel, nehmen alsdann den Drüsengang I auf, und alle drei bilden dann gemeinsam den unverzweigten Zitzengang. Drüsen II und III sind also nicht nur durch ihre Schichtenlage, sondern auch durch die engeren Beziehungen ihrer Ausführungsgänge näher aneinandergeschlossen. Drüse III ist weniger ausgedehnt als die beiden übrigen Anteile. Über ihre histologische Struktur läßt sich wegen des unzureichenden Konservierungszustandes noch nichts Endgültiges sagen. Charakteristisch ist einmal, daß dieser Drüsenteil sehr locker gebaut und von reichlichem Bindegewebe durchsetzt ist (Abb. 7a). Die Drüsenschläuche sind dünner als die der Drüsen I und II. Am ehesten möchte man das Gebilde für eine modifizierte e-Drüse halten. Hiergegen spricht der stark verzweigte Aufbau, die Läppchengliederung und der Abflußweg über einen einzigen Hauptgang. Schließlich ist auch zu bedenken, daß e-Drüsen von Chiropteren nicht bekannt sind. So möchte ich annehmen, daß auch diese monoptyche Drüse den a-Drüsen zugehört, wenn auch Zellkuppen und myoepitheliale Elemente nicht nachweisbar sind. Möglicherweise handelt es sich um einen inaktiven Drüsenabschnitt. Die ganze Hautregion über der Kehldrüse besitzt kleine Talgdrüsen im Zusammenhang mit den Haarbälgen. Diese sind am spärlichsten und am kleinsten medial über der Drüse II. Sie sind besonders groß und zahlreich im Bereich der Zitze. Unter der Zitze selbst entspringt ein pinselartiges Bündel besonders langer Haare. Die Zitze selbst wird von dem gemeinsamen Ausführungsgang der

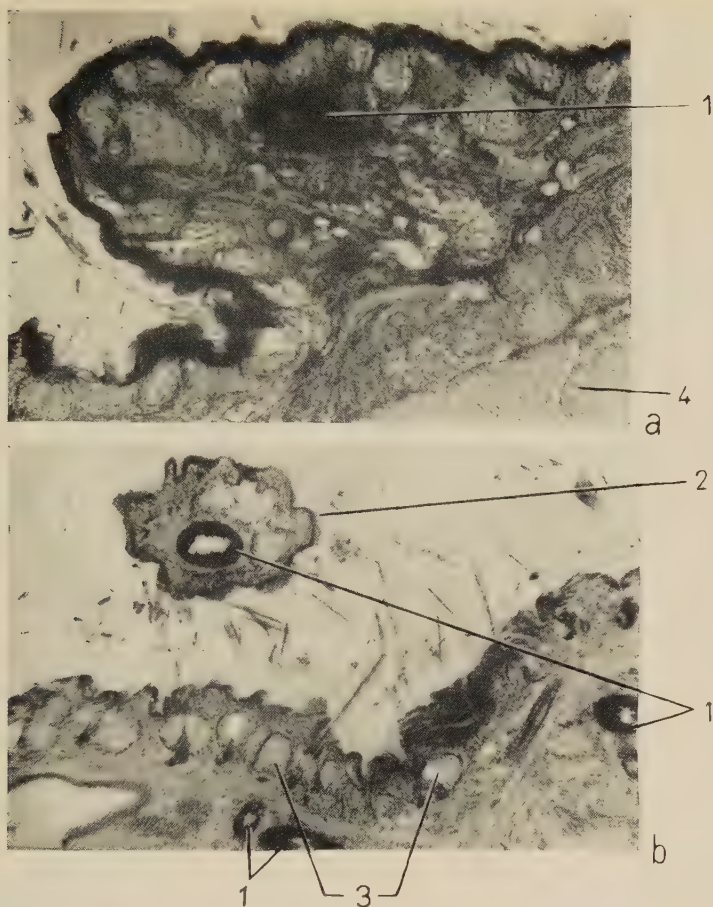


Abb. 8. Zwei Schnitte durch die Drüsenzitze von *Saccopteryx bilineata*, erwachsenes Männchen. Gleiches Objekt wie Abb. 6 b, c und 7. 1: pigmentierter Drüsengang; 2: Zitzenspitze im Querschnitt; 3: Talgdrüsen der Haarbälge; 4: Drüse II.

Kehldrüsenanteile durchbohrt. Dieser ist in seinem ganzen Verlauf derart mit schwarzem Pigment (Melanin) beladen, daß die Zellstruktur nicht sichtbar ist (Abb. 8). In die basalen Teile der Zitze ragt die Drüse III hinein. Das Stroma ist zum großen Teil von Talgdrüsen eingenommen. Ein zentraler Bindegewebskern enthält reichlich Gefäße. Muskulatur ließ sich in der Zitze nicht nachweisen.

Beim weiblichen *Saccopteryx* fehlt die Zitze wie auch ein makroskopisch präparierbarer Drüsenkörper in der Kehlgion. Mikro-

skopisch finden sich im Bereich der dünnbehaarten Zone einige wenige a-Drüsen von typischem Bau neben den Talgdrüsen der Haarbälge. Der ausgesprochene Sexualdimorphismus ist stets deutlich. Saisonunterschiede ließen sich an unserem Material nicht feststellen.

4. Weitere Hautdrüsen bei *Saccopteryx bilineata*

An einer Querschnittsserie durch den ganzen Kopf eines weiblichen Tieres konnten über das Vorkommen von Gesichtsdrüsen kurz folgende Erhebungen gemacht werden. In der seitlichen Gesichtregion findet sich ein dichtes Lager von Talgdrüsen, die mit Haarbälgen in Verbindung stehen. Unter dieser liegt ein umfangreicher Drüsenkörper, der aus typischen a-Drüsen besteht. Er reicht vom hinteren Augenwinkel bis in die Gegend der Ohrmuschel und ist viel umfangreicher als die Gl. parotis. Er überdeckt den größten Teil der Mm. masseter und temporalis.

5. Auswertung der Befunde

Betrachtet man die mitgeteilten Befunde, so ergibt sich die Frage nach der morphologischen Beurteilung und nach den Beziehungen der beschriebenen Hautdrüsenorgane zu ähnlichen Gebilden anderer Chiropteren. Es erhebt sich weiterhin die Frage nach biologischem Sinn und physiologischer Bedeutung der Drüsen. Wir müssen von vornherein betonen, daß die zweite Frage nicht beantwortet werden kann, denn hierzu wären eingehende Studien über das Verhalten der Tiere über längere Zeit nötig. Diese sind bisher nicht möglich, da Lebendhaltung von *Saccopteryx* noch nie gelungen sein dürfte. Freilandbeobachtungen sind äußerst spärlich und auch in Betracht der Lebensweise dieser Tiere kaum erfolgversprechend. Einige Aufklärungen dürften von einer umfassenden chemischen Untersuchung der Sekrete und von einer histochemischen Untersuchung der Drüsen zu erwarten sein. Solche sind bisher mangels entsprechend fixierten Materials nicht durchführbar. So bleibt die morphologische Bewertung. Hier scheinen mir nun einige Deutungen von allgemeinerem Interesse aus den geschilderten Befunden ableitbar, wenn wir die Befunde nicht isoliert betrachten, sondern in einen größeren Rahmen einordnen. Zunächst erhebt sich die Frage, ob die Armtaschen überhaupt als Drüsenorgane zu bewerten sind. Liegen hier nicht vielleicht eigenartige Sinnesorgane vor?

Wir sind der Ansicht, daß die Drüsennatur der Gebilde am wahrscheinlichsten ist. Untersuchung an Bodianpräparaten ergab keine Hinweise auf nervöse Endapparate besonderer Art. Andererseits spricht der extreme Sexualdimorphismus der Gebilde bei *Saccopteryx*, *Balantiopteryx* und *Peropteryx* zweifellos für eine Aufgabe im Sexualverhalten, wobei es zunächst dahingestellt bleiben mag, ob es sich um Bildungsorte spezifischer Riechstoffe oder um Vorratsbeutel und Trägerorgane handelt. Für die Deutung im Dienste olfaktorischer Leistungen spricht vor allem der Befund, daß bei anderen Chiropteren gleich (Kehlsack von *Taphozous*) oder ähnlich (Kehlbeutel von *Cheiromeles*) strukturierte Organe vorkommen. Diese besitzen in unmittelbarer Nähe (*Taphozous*) oder in ihrer Wand (*Cheiromeles*) noch Drüsen. Wenn auch typische Hautdrüsen im Zusammenhang mit den Armtaschen von *Saccopteryx* nicht vorkommen, so möchte ich doch die Meinung vertreten, daß es sich um Bildungsorte von Riechstoffen handelt und möchte in der eigenartigen Umbildung der Hornschichten das morphologische Korrelat einer spezifischen Substanzbildung sehen. Hierzu veranlassen mich folgende Überlegungen. Die Taschen enthalten eine granuläre Substanz in beträchtlicher Menge, die, wie wir aus Freilandbeobachtungen wissen, einen penetranten Geruch aufweist. Daß diese Riechstoffe im Sexualverhalten wichtig sein dürften, ergibt sich aus dem Sexualdimorphismus. Andererseits ist kaum vorstellbar, wenn auch nicht von vornherein auszuschließen, daß Sekrete typischer Hautdrüsen in die hierfür äußerst ungünstig gelegenen Armtaschen befördert werden könnten. Nun kennen wir aber andererseits zahlreiche Befunde bei Säugetieren, die es wahrscheinlich machen, daß Bezirke der Hautoberfläche als Drüsenepithel betrachtet werden müssen. Erinnerung sei daran, daß die Smegmabildung beim Menschen, die Sekretion im Präputialsack bei Biber, Moschustier und Wiesel nicht an Drüsen im engeren Sinne des Wortes gebunden ist, sondern daß hier eine „holokrine Flächendrüse“ im Sinne von Schaffer vorliegt. Auch in den Analbeuteln von *Mephitis* und der Kehldrüse von *Molossus* liegt eingestülpte, modifizierte Epidermis vor, die spezifische Sekrete bildet. Von besonderem Interesse in diesem Zusammenhang ist, daß die sogenannte „Pigmentdrüse“ der Lagomorphen ebenfalls durch Abstoßung von Epithelzellen, in diesem Falle von stark pigmentierten Zellen, charakterisiert ist. Schließlich sei erwähnt, daß kürzlich Ortman (1958) bei *Leontocebus bicolor* (Primates,

Callithricidae) in der Analregion eine drüsenähnliche Epidermiseinstülpung mit holokriner Sekretion aufgefunden hat. Die Sekretion unterscheidet sich deutlich von der in den Talgdrüsen. Insbesondere kommt es offenbar auch hier nicht zu nennenswerten Fetteinlagerungen in den zugrunde gehenden Zellen. Schaffer hat, unseres Erachtens wohlbegründet, auf derartige Beobachtungen seine Lehre von den phylogenetischen Beziehungen der Hautdrüsen bei Säugetieren aufgebaut, welche, kurz zusammengefaßt, besagt, daß die Talgdrüsen die ursprünglicheren Hautdrüsenorgane der Säugetiere sind und daß sie den primitiveren Sekretionsmechanismus aufweisen. Es liegt hierbei nur ein Sonderfall der sekretorischen Funktion der Epidermis vor. Oberflächlich gelegene Epidermisbezirke sind vielfach zur Sekretbildung fähig. Die Talgdrüsen und, so möchte ich hinzufügen, andere spezialisierte holokrin sezernierende Epidermisdrüsen können als eingesenkte Oberhautbezirke aufgefaßt werden. Ich sehe in den Befunden an den Armtaschen von *Saccopteryx* eine neue Stütze für diese Auffassung. Von Interesse ist weiterhin, daß die Tendenz zur Bildung analog strukturierter Drüsenorgane bei Chiropteren sich an ganz verschiedenen Regionen des Körpers manifestieren kann. Es sei nochmals auf die Strukturähnlichkeit der Kehlbeutel von *Taphozous*, *Cheiromeles* und der Armtaschen von *Saccopteryx* hingewiesen. Sicher liegt in den Armtaschen ein hoch spezialisiertes Organ vor, das nicht an sich primitiv ist, wenn es sich auch der Methoden eines primitiven Sekretionsmechanismus bedient. Wir müssen die Frage offenlassen, ob auch die Armtaschen von *Saccopteryx* aus Epidermiseinsenkungen hervorgegangen sind, die ursprünglich mit anderen, besonders mit monoptychen Hautdrüsen kombiniert waren, oder ob sie primär drüsenfrei waren. Es ist also nicht klar, in welcher Richtung die Formenreihe *Cheiromeles*—*Taphozous*—*Saccopteryx* zu lesen ist. Schließlich sei noch kurz auf den interessanten Befund über die Pigmenteinlagerung in die Epithelzellen des Ausführungsganges der Kehldrüse von *Saccopteryx* eingegangen. Die Kombination von Pigmentbildung (oder Speicherung) mit Drüsenorganen steht nicht vereinzelt. Die Pigmentdrüse an der Nase der Lagomorphen war bereits erwähnt. Bei vielen Antilopen (*Sylviacapra*, *Madoqua*, *Rhynchotragus*) kommen holokrine Pigmentdrüsenanteile im Antorbitalorgan vor. Ob Pigment im Ausführungsgang — nur dieser ist bei *Saccopteryx* pigmentiert — abgeschieden und dem Sekret beigemischt wird, läßt sich auf Grund der Schnittbilder nicht ent-

scheiden, scheint aber möglich zu sein. Auch bei *Phyllostoma*-Arten konnte ich eine große Kehldrüse auffinden. Die Befunde an dieser Gattung bleiben einer folgenden Mitteilung vorbehalten.

Wenn wir bisher die Bedeutung der Armtaschen und der Kehldrüsen von *Saccopteryx* für das Sexualverhalten in den Vordergrund gestellt hatten, so sei noch betont, daß eine derartige Funktion nicht die Funktion im Territoriumsverhalten ausschließt, sind doch beide Funktionskreise bei Säugetieren oft miteinander verschränkt. Nach den Beobachtungen von Felten in El Salvador hängen die Tiere in losen Verbänden ohne Trennung der Geschlechter in den Tagesquartieren, doch, wie der Autor ausdrücklich vermerkt, ohne sich gegenseitig zu berühren. Die Fortpflanzungsperiode fällt vorwiegend in die Trockenzeit. Embryonen sind bekannt aus den Monaten März bis Mai, brünstige Männchen aus dem Oktober. Die von uns untersuchten Tiere dürften also im wesentlichen aus der Zeit sexueller Aktivität stammen.

6. Zusammenfassung

1. Die Armtaschen der neotropischen Emballonurine *Saccopteryx bilineata* (Temminck, 1838) werden beschrieben. Zum Vergleich wird das Organ bei *Balantiopteryx plicata plicata* (Peters, 1861) herangezogen. Die morphologischen Befunde bestätigen ältere Angaben, insbesondere den deutlichen Sexualdimorphismus.

2. Das Organ wird erstmalig histologisch untersucht. Dabei ergibt sich, daß die im Schrifttum verbreitete Angabe, es handele sich um Talgdrüsen, nicht zu Recht besteht. Die Armtaschen sind frei von Drüsen im engeren Sinne. Die stark gefaltete Epidermis der Taschen zeigt eine eigentümliche Auflockerung und Verdickung der Hornschicht, die als spezifische Form eines holokrinen Sekretionsmechanismus gedeutet wird. Es wird auf ähnliche Befunde im Kehlebeutel bei *Taphozous* und *Cheiromeles* hingewiesen.

3. Die Befunde stützen die Ansicht von Schaffer über die evolutive Wertung der Hautdrüsenorgane bei Säugetieren. Es handelt sich vermutlich um eine holokrine Flächendrüse im Sinne von Schaffer. Unter Heranziehung von Befunden aus anderen Säugetiergruppen wird diese Deutung erhärtet.

4. Beschreibung eines komplexen Drüsenorgans in der Kehlgegend von *Saccopteryx*. Auch dieses Organ zeigt starken Sexualdimorphismus. An dem Aufbau der Kehldrüse sind drei verschieden

strukturierte Teile, die sich alle auf monotypische, apokrine Schläuchdrüsen zurückführen lassen, beteiligt. Alle drei Organe münden über einen gemeinsamen Ausführungsgang auf einer Zitze aus. Das Epithel des Ganges ist sehr stark mit Pigment beladen. Die Kombination von Hautdrüsen mit Pigmentbildung wird diskutiert.

5. Beschreibung eines Drüsenpolsters an der Lippe. Es handelt sich um typische a-Drüsen. Beide Geschlechter verhalten sich gleich.

Schrifttum

- Allen, G. M.: Bats. Cambridge, Mass. 1940. — Bourlière, F.: The natural history of Mammals. New York 1954. — Bourlière, F., J. J. Petter et A. Petter-Rousseaux: Le dimorphisme sexual de la glande sous-angulo-maxillaire d'*Avahi laniger* (Gmelin). Mém. Inst. sci. de Madagascar ser. A. **10** (1956) 299—302. — Dalquest, W. W., H. J. Werner and J. H. Roberts: The facial glands of a fruit eating bat, *Artibeus jamaicensis* Leach. J. Mammal. **33**, 1 (1952) 102—103. — Dalquest, W. W., and H. J. Werner: Histological aspects of the faces of north american bats. J. of Mamm. **35** (1954) 147—160. — Dobson, G.: On secondary sexual characters in the Chiroptera. Proc. zool. soc. London 1873. — Dobson, G.: A monograph of the genus *Taphozous*. Proc. zool. soc. London (1875) 546 bis 556. — Dobson, G.: The catalogue of the Chiroptera in the Collection of the British Museum. London 1878. — Eggeling, H. v.: Hautdrüsen. Handbuch vgl. Anat. Wirbeltiere. Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch 1. (1931) 633—692. — Eisentraut, M.: Aus dem Leben der Fledermäuse und Flughunde. 175 p. Fischer Jena (1957). — Felten, H.: Fledermäuse (Mammalia, Chiroptera) aus El Salvador 1.—5. Senckenbergiana. Biologica **36** (1955) 271—285; **37** (1956) 69—86; **37** (1956) 179—212; **37** (1956) 341—367; **38** (1957) 1—22. — Fiedler, W.: Beobachtungen zum Markierungsverhalten einiger Säugetiere. Z. Säugetierkde. **22** (1957) 57—76. — Grassé, P. P.: Ordre des Chiroptères (Chiroptera Blumenbach, 1774) in Traité de Zoologie **17** (1729—1806) 2. Paris 1955. — Gray, J. E.: On the genus *Saccopteryx* of Illiger. Ann. Mag. Nat. Hist. **16** (1845) 279—280. — Harrison, D. L., and D. V. Davies: A note on some epithelial structures in Microchiroptera. Proc. zool. soc. London **119** (1949/50) 351—357. — Hediger, H.: Säugetier-Territorien und ihre Markierung. Bijdr. tot de Dierkde. **28** (1949) 172—184. — Krauß, F.: Über die Beutelfledermaus aus Surinam. Wiegmanns Arch. Naturgesch. **12** (1846) 178. — Leydig, F.: Lehrbuch der Histologie. Frankfurt am Main 1857. — Natterer: Die Säugetiere in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. In Schreber, J. C. D. v., und J. A. Wagner. Erlangen 1778—1855. — Ortmann, R.: Analregion. Primatologia III. 1. 355—382. Basel, New York 1958. — Reinhardt, J. F.: Description of a Bag-shaped glandular apparatus on a Brazilian bat. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. **2**, **3** (1949) 386. — Reinhardt, J. F.: Beschreibung eines beutelförmigen drüsigen Apparates an einer brasilianischen Fledermaus, der *Emballonura canina* des Prinzen Max von Neuwied. Forrieps Tagesber. **1** (1850) 253. — Sanborn, C. C.: American bats of the subfamily Emba-

Ionurinae Zool. Ser. Field Mus. **29** (1937) 321—354. — Schaffer, J.: Über die Gesichtsdrüsen der spätfliegenden Fledermaus (*Eptesicus serotinus*). Z. mikr. anat. Firschg. **43** (1938). — Weber, M.: Die Säugetiere I/II. 2. Aufl. Jena **28** (1927). — Werner, H. J., W. W. Dalquest and J. H. Roberts: Histological aspects of the glands of the bat., *Tadarida cynocephala* (Le Conte). J. Mammal. **31** (1950). — Werner, H. J., and W. W. Dalquest: Facial glands of the tree bats, *Lasiurus* and *Dasypterus*. J. Mammal. **33** (1952) 77—80. — Wimsatt, W. A.: On the nature of the interscapular gland of the tropical fruit bat *Artibeus jamaicensis* Leach. Anat. Rec. **121** (1955) 549—563.

Prof. Dr. Dietrich Starck
Frankfurt am Main
Ludwig-Rehn-Straße 14
Dr. Senckenbergische Anatomie
der Universität Frankfurt am Main

*Aus dem Max-Planck-Institut für Hirnforschung,
Neuroanatomische Abteilung
(Direktor: Prof. Dr. H. Spatz)*

Vergleichende Beobachtungen über die kranio-cerebrale Topographie von *Daubentonia madagascariensis* (GMELIN, 1788)^{1,2}

Von

H. Hofer

Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Gießen

Mit 9 Abbildungen

(Eingegangen am 20. Mai 1957)

I Einleitung	26
II Befunde	28
III Schrifttum	62

I. Einleitung

Die Form der den Kopf zusammensetzenden Organe kann die verständliche Vorstellung aufkommen lassen, daß sie in direkter und strengster Abhängigkeit voneinander entwickelt worden sind. In besonders spezialisierten Fällen wird diese Vorstellung dadurch geradezu herausgefordert, daß die Form eines Organes nicht ohne die des benachbarten verständlich wird. Man sagt dann, daß die Größe der Orbitae eine bestimmte Form des Gehirnes „hervorrufe“, daß eine bestimmte Hirnform die Schädelform „bedinge“, daß die sich vergrößernden Augen das Gehirn „zurückdrücken“ usw. Man macht damit eine als solche durchaus berechnigte und zur leichteren

¹ Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

² Ausgeführt mit einer Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Nach der Drucklegung meiner Arbeit erschien die umfangreiche Untersuchung von J. Biegert „Der Formwandel des Primatenschädels und seine Beziehungen zur ontogenetischen Entwicklung und den phylogenetischen Spezialisierungen der Kopforgane“. Morph. Jahrb. Bd. 98 S. 77—199, 1957. Auf die Ergebnisse dieser Untersuchung konnte in der vorliegenden Arbeit nicht in vollem Umfange eingegangen werden. Dies soll anderwärts geschehen.

Darstellung anwendbare Hilfsvorstellung zur Erklärung und bemerkt den logischen Kopfsprung nicht, der dabei unterlief, denn die rein beschreibende Topographie der Kopforgane erfaßt nur einen Zustand. Die richtige Feststellung würde demnach lauten, daß eine bestimmte Form der Orbitae in Übereinstimmung mit der bei dem gleichen Untersuchungsobjekt gefundenen Form des Gehirnes stehe. Die Frage nach den Ursachen und verschiedenen Bedingtheiten kann nur die Entwicklungsphysiologie in einer Einzelanalyse lösen, sofern nach dem ontogenetischen Vorgang gefragt wird. Um die Frage nach der so verschiedenartigen Kopfform hat sich in der letzten Zeit eine außerordentlich fruchtbare, in den Ergebnissen sich wechselseitig ergänzende Zusammenarbeit zwischen der vergleichenden Anatomie (Biegert, Bluntschli, Dabelow, Hochstetter, Hofer, van der Klaauw, Simon, Spatz, Starck u. a.), der Embryologie (Hochstetter, Frick, Schuchardt, Starck u. a.) und Entwicklungsphysiologie (Lehmann, Huber, E. Wolff u. a.) entwickelt. Die grundlegenden experimentellen und vergleichend anatomischen Arbeiten stammten von Dabelow, Klatt und Weidenreich; vgl. die zusammenfassende Darstellung bei Klatt (1949), ferner Biegert (1956, 1957) Hofer (1953) und Starck (1953).

Der Beitrag, den die vergleichend anatomische Forschung zu dieser Frage der Kopftopographie leistet, besteht in einer systematischen Durchforschung der verschiedensten Formen. Dabei interessieren am meisten solche, die besonders auffallend gestaltet sind. Diese können nur von einer nahe verwandten, nicht in gleicher Weise spezialisierten, sondern dem allgemeinen Typus sich nähernden Form aus beurteilt werden. Im Zusammenhang mit dem Problem der menschlichen Kopfform richtete sich immer das Augenmerk der Forscher besonders auf die Primaten. Die Halbaffen sind der Formenkreis, der der ursprünglichen Wurzel der beiden Primatenstämme, den Platyrrhinen und Catarrhinen am nächsten steht. Über ihre Kopftopographie liegen schon die Arbeiten von Hochstetter (1942) und Starck (1953) vor, in denen die Gattungen *Lemur* und *Daubentonia* schon behandelt werden. Da ich die Möglichkeit hatte, von der so außerordentlich seltenen Gattung *Daubentonia* ein gut gelungenes Präparat der medianen Topographie des Kopfes zu untersuchen, an dem manches neu zu erkennen war, und da ich das Originalpräparat Hochstetters ebenfalls untersuchen durfte, konnten einige Beobachtungen festgehalten werden. Diese Befunde

mitzuteilen ist das Ziel der Veröffentlichung. In einer späteren Arbeit werden die Simiae behandelt werden.

Diese Studie schließt sich an meine Veröffentlichung über die Großhirnsichel und das Gehirn von *Daubentonia madagascariensis* an; einige Beobachtungen am Schädel werden in anderem Zusammenhang folgen. Erst in letzter Zeit wurde der Schädel von *Daubentonia* von Starck (1953) und Biegert (1956) bearbeitet.

Ich habe an dieser Stelle Herrn Prof. K. Zimmermann (Berlin), der mir zwei Feuchtpräparate von Köpfen von *Daubentonia* und Herrn Dr. Neubaur (Wiesbaden), der mir das Skelettmaterial zur Verfügung stellte, herzlichst zu danken. Für leihweise Überlassung von Skelettmaterial habe ich Frau Dr. h. c. E. Mohr (Hamburg) und den Herren Dr. Neubaur (Wiesbaden) und Dr. G. von Rokittansky (Wien) und Prof. Zimmermann (Berlin) sehr herzlich zu danken. Die Möglichkeit, die Präparate von F. Hochstetter nochmals untersuchen zu können, verdanke ich Herrn Prof. H. v. Hayek (Wien) und der freundlichen Hilfe der Herren Dr. Allmer und Dr. Platzer, die die Herstellung der Abbildungen durch Herrn L. Schrott betreuten. Die übrigen Abbildungen stammen von A. Höhn (Gießen). Eine Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglichte mir die Beschaffung lebender Affen, deren Gehirne im Situs auf dem Gefäßwege fixiert wurden und daher naturgetreue Verhältnisse bieten. Herr Priv.-Doz. Dr. K. Fere-mutsch (Bern) überließ mir die Bilder der Gehirne von *Lepilemur*; für seine stets gern gewährte kollegiale Hilfe sei ihm herzlichst gedankt. — Für Beratung während der Arbeiten, von denen hier nur ein kleiner Teil veröffentlicht ist, habe ich an erster Stelle Prof. F. Hochstetter zu danken. Von ihm übernahm ich die Technik der Herstellung der Präparate, von ihm wurde ich auf viele noch offene Fragen aufmerksam gemacht, und mit ihm durfte ich seine Präparate studieren. Auch Prof. H. Spatz habe ich dafür zu danken, daß er mir seine Befunde mitteilte und seine Überlegungen mit mir diskutierte. Wie immer hat D. Starck in ständiger Verbindung mit mir in freundschaftlicher Weise geholfen und alle Probleme, die uns interessierten und die Befunde mit mir diskutiert. Allen genannten Herren sei ein Wort des Dankes gesagt.

II. Befunde

Der Kopf von *Daubentonia* ist im Medianschnitt stark gerundet. Das hängt sowohl mit den kurzen, nagezahnartig umgebildete

Schneidezähne tragenden Kiefern, als auch mit der starken Wölbung des Hirnschädels zusammen, welche durch das relativ große Gehirn verständlich ist. Dagegen ist der Kopf von *Lemur varius*

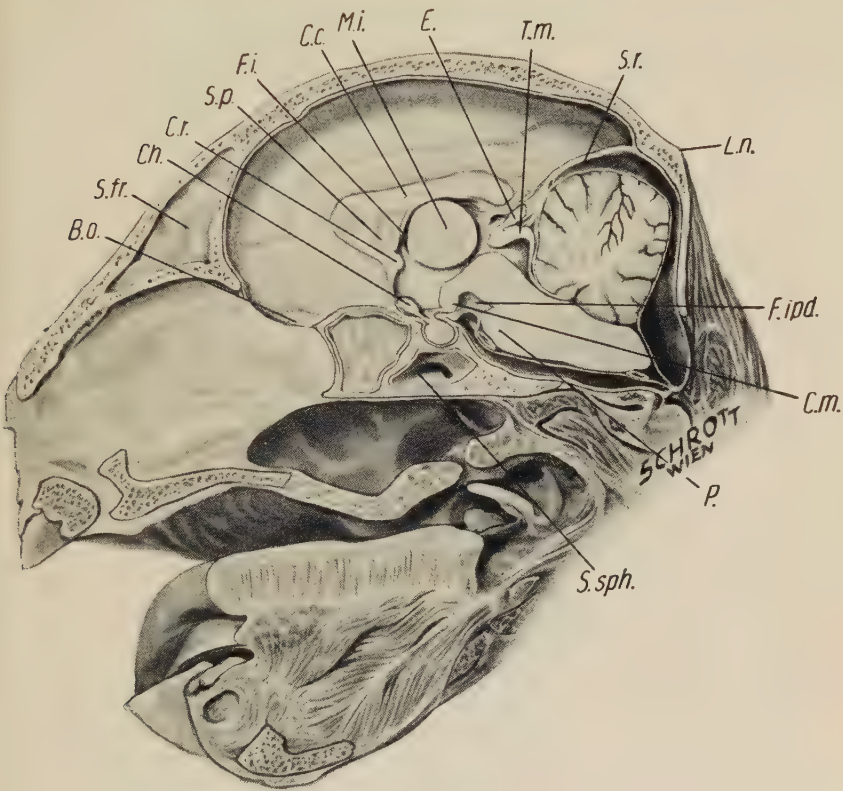


Abb. 1 A

Zu Abb. 1.

- B. o. Bulbus olfactorius, nur teilweise sichtbar
C. c. Corpus callosum
Ch. Chiasma fasciculorum opticorum
C. m. Corpus mamillare
C. r. Commissura rostralis; zwischen dieser Commissur und dem Chiasma ist die Lamina terminalis als vordere Begrenzung des dritten Ventrikels gut erkennbar
E. Epiphyse, bei *Lemur* nicht bezeichnet
F. i. Foramen interventriculare
F. ipd. Fossa interpeduncularis
L. n. Linea nuchalis, bei *Lemur* nicht scharf hervortretend
M. i. Massa intermedia

- P. Pons
P. i. f. Pars interbulbaris falcis; nach hinten durch einen zarten Faserzug begrenzt
P. ih. f. Pars interhemisphaerica falcis; bei *Daubentonia* ist die Falx entfernt
S. fr. Sinus frontalis
S. p. Septum pellucidum
S. r. Sinus rectus
S. s. Sinus sagittalis superior
S. sph. Sinus sphenoides
T. m. Tectum mesencephali; beachte seine Stellung bei *Daubentonia* kleinhirnwärts vom Tectum ist das Velum medullare anterius dem Kleinhirn angelagert erkennbar

langgestreckt. Sinus frontales und sphenoidi treten bei *Daubentonia* sehr ausgeprägt auf, fehlen aber bei *Lemur varius*. Bei anderen

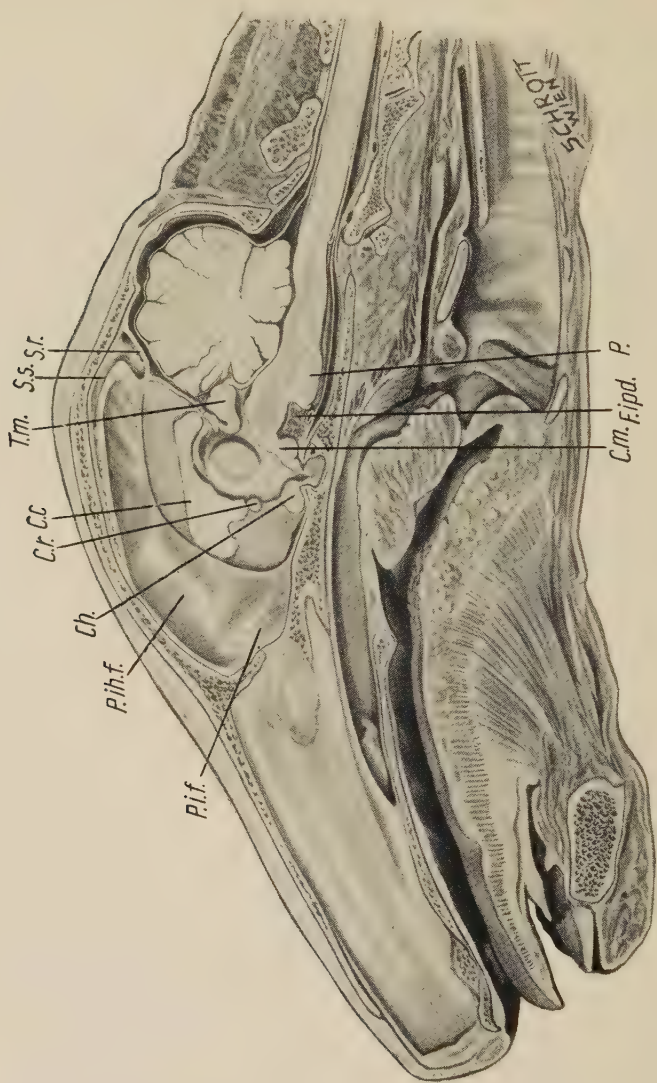


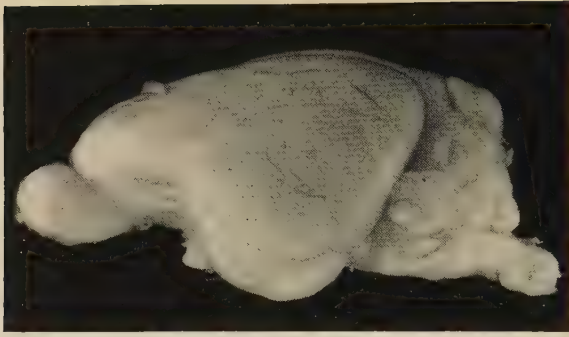
Abb. 1 B

Präparate zur Kopftopographie in der Medianebene von *Daubentonia madagascariensis* (A) und *Lemur varius* (B). Zeichnungen von L. Schrott (Wien). A. Sammlung des Max-Planck-Institutes für Hirnforschung; B. Präparat von F. Hochstetter, Sammlung des Anatomischen Institutes in Wien.

Bei beiden Köpfen sind die Schnitte dicht neben der Medianebene geführt. Nachträglich wurde das Gehirn bis zur Medianebene abpräpariert.

Arten der Gattung *Lemur*, z. B. bei *catta*, konnten Nebenhöhlen ebenfalls gefunden werden. Bei *Daubentonia* ist ihr Auftreten verständlich, da sie die durch die eigenartige Form des Gehirns und des Gebisses bedingte Inkongruenz des Kiefer- und Gesichtsschädels so ausgleichen müssen, daß die Beanspruchungen von seiten des Nagergebisses möglich sind; vgl. dazu Starck (1953) und Biegert (1956). Besonders fällt der sehr hohe und geräumige Sinussphenoideus auf, der die von occipital nach frontal allmählich ansteigende und erst dicht vor der Fossa olfactoria wieder etwas nach basial abfallende Schädelbasis bis hinter die Fossa hypophyseos unterhöhlt. Dagegen ist die Schädelbasis bei *Lemur varius* flach.

Infolge der starken frontalen Wölbung der Hemisphären und der subcerebralen Lage der Bulbi olfactorii erscheint das Gehirn im Gesamten stark gerundet. Impressiones orbitales fehlen an der Basialfläche der Hemisphären beiderseits der umfangreichen Riechkolben; vgl. dazu auch die übereinstimmenden Angaben von Starck (1953, Abb. 3c). Die runde Hirnform und die Lage der Bulbi olfactorii wurde schon von älteren Autoren hervorgehoben (Chudzinski, 1896; Oudemans, 1890, S. 27; Gervais, 1872, u. a.). Dieses, bei einem Halbaffen sehr auffällige Merkmal unterstreicht auch E. Smith (1902, S. 355) gegen Gervais, der meines Wissens als erster Endokranialausgüsse untersuchte und der die Bulbi olfactorii bei *Daubentonia* unter den Hemisphären hervorragen lassen wollte. Der mir vorliegende Endokranialausguß und das Gehirn des Feuchtpräparates (Hofer, 1956) zeigen die Bulbi olfactorii „completely overlapped by the cerebral hemispheres“ (E. Smith l. c. S. 355). Dasselbe bestätigen auch die Abbildungen der Gehirne von *Daubentonia* bei Jakob-Onelli, (1911, Taf. 41, Fig. 264—267), Oudemans (l. c. Tab. III), Graf Haller-Hallerstein (1934, S. 230, Abb. 212) und Starck (1953). Hierzu sei auch auf die Abbildungen bei Hofer (1956) verwiesen. An dem Präparat von *Daubentonia* (Abb. 1) ist der Bulbus olfactorius nur zu einem geringen Teil erkennbar, da der Schnitt etwas paramedian liegt. Immerhin wird deutlich, daß er ventral der Frontalpole der Hemisphären liegt. Bei *Lemur varius* kann der Bulbus nicht erkannt werden, weil an diesem Präparat die Falx cerebri erhalten ist. Andeutungsweise sieht man seine Lage aber an einer, auch in der Abbildung wiedergegebenen Faserstrahlung, die die Pars interbulbaris falcis von der Pars interhemisphaerica scheidet. Diese fast immer auftretenden Faserzüge ziehen von occipito-basial



A



B

Abb. 2

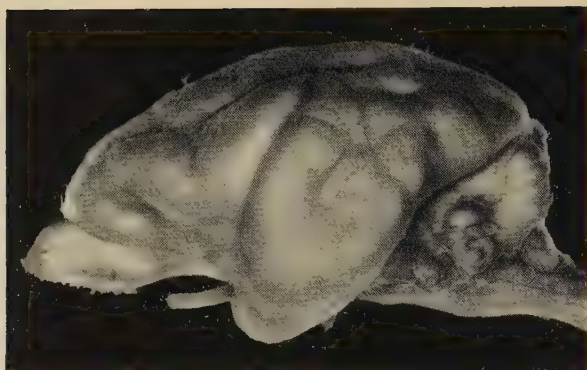
- A. Gehirn von *Tupaia glis*, noch nicht geschlechtsreifes Tier. Lateralansicht zur Darstellung der Lage der Bulbi olfactorii und des Cerebellum. Phot. Dr. H. Sprankel.
- B. Lateralansicht des erwachsenen (oben) und neonaten Gehirnes (unten) von *Lepilemur leucodon*. Darstellung der Lageverschiebungen im Laufe des postnatalen Wachstums. Phot. H. Feremutsch. Die Gehirne von *Lepilemur* sind zueinander in gleichem Größenmaßstab wiedergegeben.

nach rostro-frontal (Hochstetter, 1943; Starck, 1953; Hofer, 1954, 1955).

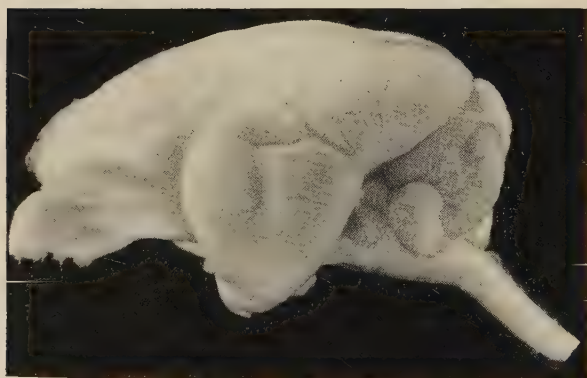
Die Lage der Bulbi olfactorii im Verhältnis zu den Frontalpolen der Hemisphären wechselt bei den Halbaffen sehr (vgl. Starck, 1953). Bei *Tupaia glis* (Abb. 2) liegen sie in der für primitive Formen kennzeichnenden Weise rostral des Endhirnes. Bei *Lemur*, *Lepilemur*, *Galago*, *Nycticebus* u. a. überragen sie die Stirnpole nach rostral, liegen z. T. auch an ihre Ventralseite verlagert. Diese Verschiebung der Lage hängt z. T. wahrscheinlich auch mit der Stellung der Nasenhöhle zum Hirnschädel zusammen¹. Bei klinorrhynchen Schädeln ist die Nasenhöhle in verschiedenem Ausmaße nach ventral gerichtet, und die Siebplatte kann dieser Neigung folgen. Man findet daher häufig auch bei anderen Säugern dieses Schädeltypus eine verschieden weitgehende Ventralverlagerung der Bulbi olfactorii. Diese sind bei *Loris tardigradus* am meisten unter die Hemisphären verschoben, doch auch hier noch nicht in dem bei *Daubenton* gefundenen Ausmaße. Bei dem Neonaten von *Lepilemur leucodon* liegen die Bulbi vollständig unter den Stirnpolen der Hemisphären, bei dem adulten Tier finden sie sich in der für *Lemur* typischen Lage. Der von Starck (1953, S. 175) untersuchte Neonatus von *Lemur macaco* verhält sich ähnlich wie der von *Lepilemur*. Das ist ein eindeutiger Hinweis darauf, daß die Lage der Bulbi zu den Hemisphären auch durch die Größenverhältnisse zwischen Gehirn und Schädel und die damit gegebenen räumlichen Möglichkeiten beeinflußt wird. Wie bei allen neonaten Säugern, ist das Gehirn bei *Lepilemur* im Verhältnis zum Schädel sehr groß und muß daher eine runde Form annehmen. Im späteren Wachstum, das eine eindrucksvolle Streckung von Gehirn und Schädel — die beiden Gehirne von *Lepilemur* sind im gleichen Größenmaßstab abgebildet — mit sich bringt und in dessen Verlauf der Schädel an relativer Größe gewinnt, verliert das Gehirn die ursprüngliche fetale Gestalt.

Die Form der bei den Halbaffen im Vergleich mit den Simiae umfangreichen Bulbi olfactorii ist auch durch die Größe und Stellung der Orbitae zu verstehen. Die Riechkolben müssen sich zwischen

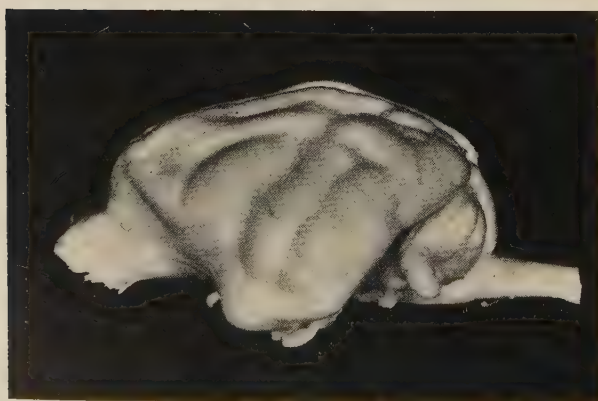
¹ Damit ist eine Übereinstimmung zweier anatomischer Merkmale hergestellt, woraus sich nichts für die Ontogenese ablesen läßt. Kummer (1952) konnte beim Menschen eine Änderung der Lage der Lamina cribiformis im Laufe der Ontogenese feststellen, und an Arten der Gattung *Lemur* zeigte Starck (1953, S. 175f.), daß postnatal eine Erhebung der Lamina cribiformis erfolgt, während die Kieferstellung sich nicht ändert. Bei dem airorhynchen *Megaladapis* hat die Siebplatte eine ähnliche Neigung wie bei dem klinorrhynchen *Lemur* (Hofer, 1953).



A



B



C



D

Abb. 3

Lateralansicht einiger Halbaffengehirne

A. *Galago crassicaudatus*

B. *Galago senegalensis*

C. *Nycticebus cougane*

D. *Loris tardigradus*

Alle Gehirne vergrößert, zueinander in unnatürlichem Größenverhältnis. Phot. Dr. H. Sprankel.

den Orbitae an die Lamina cribriformis herandrängen und werden im Einklang damit zu hohen, schmalen Platten, wenn die Orbitae nach vorn gewendet und im Verhältnis zum Hirnschädel groß sind. Bei *Nycticebus cougane* (Abb. 3) sind die Impressiones orbitales tief und nach vorn gewendet, und die Bulbi nehmen die obenbeschriebene Form ein und liegen an langen Tractus, so daß sie deutlich über die Pole der Stirnhirne nach rostral vorragen. Vielleicht ist dieser Zustand der erste Differenzierungsschritt, der zu einem Zustand, wie er bei *Megaladapis* gefunden wird, führen könnte. Bei diesem werden die Bulbi durch langausgezogene Tractus mit dem Gehirn verbunden, so daß der Endokranialausguß des Schädels dieser Fossilformen schnabelartig ausgezogen ist (Hofer, 1953; dort weitere Literatur; Hill, 1953; Remane, 1956). Der diese eigenartige Differenzierung erklärende Zusammenhang ist der enorme Größenwuchs dieses Tieres. Der Vergrößerung des Schädels kann das Gehirn nicht in gleichem Maße folgen. Es muß aber eine direkte Verbindung zur Nasenhöhle behalten, die in weitem Abstand rostral der Stirnpole liegt. Diese Verbindung wird durch eine Verlängerung der Tractus olfactorii hergestellt.

Die Beschreibung der Hirnform von *Daubentonina* von Hill (1953, S. 692 f.) fußt auf der Darstellung desselben Hirnes durch E. Smith.

Beide Autoren finden eine Ähnlichkeit mit dem Gehirn von *Megaladapis madagascariensis*, die jedoch nur in dem Fehlen der Impressiones orbitales bei letzterer Gattung und auch bei *Palaeopropithecus* besteht; vgl. dazu Hofer (1953, S. 235)¹. Infolge des oben erwähnten Riesenwuchses bei *Megaladapis* werden auch die Orbitae vom Hirnschädel abgezogen, so daß die Orbitaldächer das Cavum cranii nicht mehr einbuchten. Die Impressiones orbitales am Gehirn sind die den knöchernen Orbitaldächern entsprechenden Ausbuchtungen.

Das Kleinhirn zeigt bei *Daubentonia* andere topische Verhältnisse als bei *Lemur varius*. Bei ersterer hat es im Medianschnitt etwa die Form eines mit der Spitze nach dorsal und etwas occipital zeigenden Eies, bei *Lemur varius* ist es dagegen fast kreisförmig. Die Rostralfäche des Cerebellum wird bei *Daubentonia* bis fast zur Spitze von den Großhirnhemisphären bedeckt. Das wird bei Zuckerkandl (1899, S. 181) nicht klar formuliert, aber korrekt abgebildet. Es heißt dort: „Das Großhirn deckt den Gehirnstamm vollständig, indem es gerade noch den hinteren Rand des Kleinhirnes erreicht“. Wenn mit dem „hinteren Rand“ die höchste dorsale Erhebung gemeint ist, dann stimmt die Angabe. Die occipitale Ausladung des Gehirnes in der Medianebene wird nur vom Vermis cerebelli ge-

¹ E. Smith (1902, S. 365) sagt über den Endokranialausguß von *Megaladapis madagascariensis*: „The form of the brain (especially the full rounded blunt anterior ends of the hemispheres and the absence of a fronto-orbital edge) resembles that of Chiromys.“ Bei Hill heißt der entsprechende Passus: „Anterior poles of the hemispheres blunt, flattened, resembling the endocranial cast of *Megaladapis*“ (l. c. S. 692). Hill dürfte den von Burekhardt (1902), Forsyth Major (1897/98) und E. Smith (1902) untersuchten Endokranialausguß von *Megaladapis madagascariensis*, der auch mir bekannt ist (Hofer, 1953), im Auge gehabt haben. Derzeit liegen mir die Ausgüsse der Riesenform *Megaladapis edwardsi* zur Untersuchung vor, auf die ich mich im folgenden beziehe. Zu dem von mir 1953 veröffentlichten Material ist noch der Ausguß des Schädels II von v. Lorenz-Liburnau gekommen. Die Vorstellung von Hill, die vorderen Pole der Hemisphären von *Daubentonia* seien abgeflacht, hat insofern Berechtigung, als der mediale und frontale Gyrus etwas stärker vorspringt und eine tiefe Impression im Endokranium hervorruft, die sagittal stehend über der Fossa olfactoria liegt. Dadurch erscheint das Gehirn in der Dorsalansicht des Frontalpoles etwas lateral komprimiert (Abb. 211 bei Graf Haller-Hallerstein, 1934, S. 228, sowie Jakob—Onelli, 1911). Gerade hierin ähnelt das Gehirn von *Daubentonia* in keiner Weise dem von *Megaladapis*, bei welchem, abgesehen von den schnabelartig ausgezogenen Tractus olfactorii, eben die gerundete Form der Frontalpole in der Dorsalansicht auffällt (Hofer, 1953, S. 237, Abb. 3c).

bildet, der in einer tiefen, scharf von den die Hemisphären des Kleinhirnes bergenden Gruben abgesetzten Fossa vermiana liegt. Das Cerebellum liegt der Dorsalfläche des Endokranium in der Medianebene nicht an, wie das bei *Lemur varius*, *Propithecus* u. a. der Fall ist. Bei *Daubentonia* endet die Prominentia vermiana, die der endokranieln Fossa vermiana entspricht, an der Linea nuchalis, die einen flachen Querwulst über dem Planum nuchale bildet; eine gesonderte, deutlich hervortretende Protuberantia occipitalis externa fehlt. Da die Lage der Linea nuchalis dort wo sie die Medianebene schneidet bei *Daubentonia*, im Gegensatz zu *Lemur varius*, ungefähr der Lage der Fissura cerebro-cerebellaris in dieser Ebene entspricht, gibt sie nicht nur deren Lage am Außenschädel an, sondern kennzeichnet auch die Stelle des Schädels, wo die gestaltenden Einflüsse des Großhirnes durch die des Kleinhirnes und der Nackenmuskulatur abgelöst werden.

Bei *Lemur varius* (Abb. 1) liegt das Kleinhirn, von seiner Rostralfläche abgesehen, völlig frei, so daß es im topographischen Sinne das „Nachhirn“ bildet; noch deutlicher als bei *Lemur varius* ist das bei *Lepilemur* (Abb. 2). *Propithecus verreauxi* entspricht ungefähr dem Zustand von *Lemur varius*. Diese Lage des Kleinhirnes bedingt, daß der im Verhältnis zu den Hemisphären des Kleinhirnes noch sehr umfangreiche Vermis cerebelli nach dorso-occipital stark prominieren kann. Außerdem wird die hinterste Bucht des Schädels nur durch die Fossa cranii occipitalis cerebellaris gebildet. Erst nach der im Verlauf der Differenzierung des Neocortex zunehmenden Mengenentfaltung der Occipitallappen des Großhirnes, die sich über das Kleinhirn hinwegschieben, kommt als Neuerwerb eine Fossa cranii occipitalis cerebralis hinzu. Da der occipitale Teil des Hirnschädels das Kleinhirn auch von dorsal umgibt, entspricht die Linea nuchalis nicht der Lage der Fissura cerebro-cerebellaris, wie unser Präparat eindeutig zeigt. Hierzu sei auch auf die Abbildungen bei Starck (1953) verwiesen sowie auf Leche (1912).

Die topischen Verhältnisse zwischen Groß- und Kleinhirn sind schwierig zu analysieren, weil ein anatomisch gleicher oder sehr ähnlicher Zustand durch verschiedene Zusammenhänge verständlich werden kann. Es sind dies die relativen Größenverhältnisse zwischen Klein- und Großhirn bei adulten Formen, und davon grundsätzlich zu unterscheiden die bei Neonaten und sehr jungen Individuen, und schließlich die Möglichkeit, daß die topischen Beziehungen der beiden Hirnteile im Zusammenhang mit den Volumensrelationen

des Gesamthirnes zum Körper bei Klein- und Zwergformen verändert werden können.

Wie wir durch die Untersuchungen Edingers (1948 und später) an „fossilen Gehirnen“ wissen und wie es sich ganz klar aus vergleichenden Überlegungen ergibt (z. B. Hochstetter, 1942, S. 96, und Stephan, 1956), war der Neocortex im phylogenetisch ursprünglichen Zustand so gering entwickelt, daß nicht nur das Kleinhirn, sondern auch das Tectum mesencephali dorsal freilag. Die zunehmende Entfaltung des Neocortex führte in allen Säugerstämmen zur Bedeckung des Mittelhirnes und zunächst zu einer von rostral

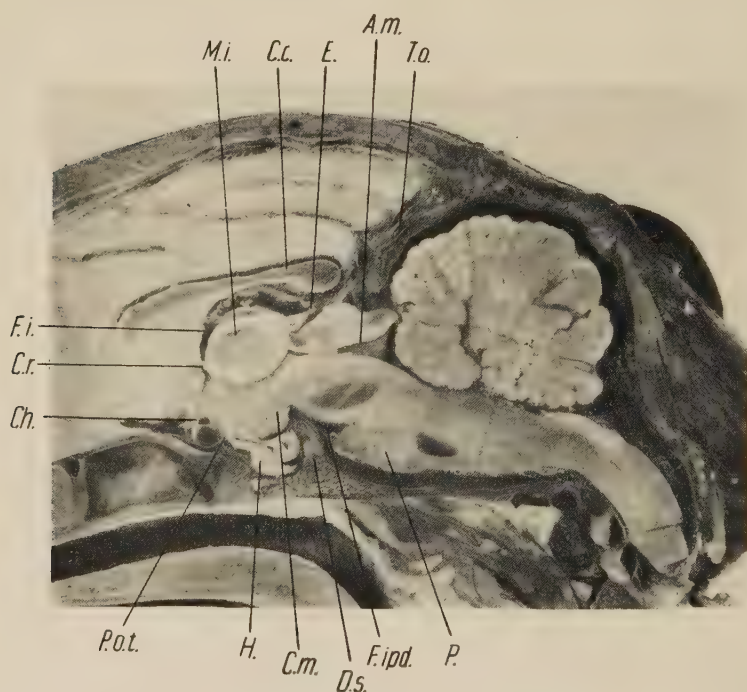


Abb. 4

Medianschnitt durch einen Katzenkopf. Beachte die Lage der Occipitallappen des Großhirnes zum Cerebellum; vgl. mit *Lemur varius*. Phot. Pommerenke.

A. m.	Aquaeductus mesencephali
C. c.	Corpus callosum
Ch.	Chiasma fasciculorum opticorum
C. m.	Corpus mamillare
C. r.	Commissura rostralis
D. s.	Dorsum sellae
E.	Epiphyse
F. i.	Foramen interventriculare

F. ipd.	Fossa interpeduncularis
H.	Hypophyse, Adeno — und Neurohypophyse deutlich unterscheidbar
M. i.	Massa intermedia
P.	Pons.
P. o. t.	Pars oralis tuberis
T. o.	Tentorium osseum

erfolgenden Anlagerung der Großhirnhemisphären an das Kleinhirn. Letzteres liegt dann sowohl nach dorsal als auch nach lateral und occipital noch frei. Das Gehirn von *Tupaia glis* (Abb. 2), von welcher Form ich eine größere Anzahl von Gehirnen untersuchen konnte, zeigt den ersten Spezialisationszustand nach der Überdeckung des Mesencephalon. *Tupaia* sehr ähnlich ist in dieser Beziehung auch *Lepilemur* und *Lemur*. Der Medianschnitt eines Katzenkopfes (Abb. 4) zeigt, daß hinsichtlich der Topik die Beziehungen grundsätzlich denen von *Lemur* noch entsprechen. Auf diesen Speziationstypus würde dann eine zunehmende Bedeckung des Kleinhirnes auch von dorsal erfolgen; bei den Simiae ist dieser Entwicklungsweg, der schon bei den Prosimiae begonnen wird, schrittweise zu verfolgen. *Darbentonia* steht noch innerhalb des Rahmens der Halbaffen, scheint aber über den Typus *Lemur* hinauszugehen.

Es wäre falsch anzunehmen, daß an dem Prozeß der Bedeckung des Tectum mesencephali nur der sich zunehmend entfaltende Neocortex beteiligt wäre, denn auch das Kleinhirn, das im Laufe der Evolution des Säugerstammes ebenfalls eine zunehmende Differenzierung erfährt, kann von hinten das Tectum überlagern; hierzu sei auf Schneider (1957, S. 57 ff) verwiesen. Außerdem sei bemerkt, daß ein freiliegendes Tectum nicht immer als Primitivzustand gewertet werden kann; auch dazu vgl. Schneider (1957).

Zum Vergleich dürfen nur einander entsprechende Altersstadien herangezogen werden, da das Cerebellum postnatal noch an Größe im Verhältnis zum Großhirn zunimmt; genauere Untersuchungen liegen darüber meines Wissens nur für den Menschen vor, doch bestehen Gründe zu der Annahme, daß es sich bei den Primaten ähnlich verhält (Leche, 1912, *Alouatta*; Starck, 1953, *Lemur*). Untersuchungen mit messenden Methoden fehlen an diesen noch. Da das Cerebellum phylogenetisch in ungleichem Verhältnis zum Großhirn wachsen kann und da dasselbe auch ontogenetisch der Fall sein kann, besteht die Notwendigkeit, die Untersuchung nur auf gleichaltrige Individuen zu beschränken. Wenn nämlich bei einem adulten Gehirn das Cerebellum im Verhältnis zum Großhirn gering entfaltet ist, dann kann ein topischer Zustand entstehen, der an neonate oder sehr jugendliche Formen erinnert, bei denen das Cerebellum infolge seines nachhinkenden ontogenetischen Wachstums noch nicht seine endgültige Größe und damit das definitive Volumenverhältnis zum Großhirn erlangt hat. Ein ähnlicher topischer Zustand ist demnach aus ganz verschiedenen Zusammen-

hängen, nämlich dem ontogenetischen Wachstum und der phylogenetischen Differenzierung, verständlich.

Dazu sei ein Modellfall vorgeführt. Bei *Saimiri sciureus*, der ein nächster Verwandter der Gattung *Cebus* ist, bedecken und überragen die sehr umfangreichen Occipitallappen das im Verhältnis zum Großhirn kleine Cerebellum (Abb. 5)¹. Am Schädel (Abb. 6) findet sich daher eine die Pars cerebellaris nach hinten überragende Pars cerebralis der Fossa occipitalis cranii. Dieser Zustand ist durch das im Verhältnis zum Großhirn im Volumen gering entfaltete

¹ Bei allen Vergleichen, die hier durchgeführt werden, wird die Orientierung auf den Clivus durchgeführt (Kälin, 1945, 1956; Hofer, 1954). Die Angaben gelten nur für diese Orientierung; wenn man etwa den Kopf des adulten *Macaca mulatta* (Abb. 5) auf die Ohr-Augen-Ebene einstellt, dann überragen die Occipitallappen ebenfalls das Kleinhirn. Die Begründung dieser Orientierung findet sich bei Kälin (1945, 1956) und Hofer (1954). Ich weiche insofern seit längerer Zeit von der Methode Kälins ab, als ich die Clivus-Horizontale ohne Berücksichtigung des Dorsum sellae konstruiere. Die Sattellehne ist in ihrer Größe und Stellung sehr variabel und würde nach meiner Erfahrung dadurch auch innerhalb einer Gattung die Konstruktion der Clivus-Geraden beeinflussen, sofern man den vorderen Konstruktionspunkt genau median auf den freien Rand des Dorsum legt. Ich habe (Hofer, 1954 c, S. 57) unter dem Hinweis auf die gerade bei Primaten oft etwas konkave Cerebralfäche der postsellären Basis auch die Konstruktion der Clivus-Geraden durch eine Tangente an die Cerebralfäche derselben abgelehnt. Eine solche „Tangente“ wäre eine Bogensehne über dem cerebral konkaven Clivus. In der erwähnten Arbeit habe ich die Clivus-Gerade vom occipitalsten Punkt der Hypophysengrube in der Medianebeane zum Basion konstruiert. Die von Biegert (1957, S. 90/91) konstruierte Clivus-„Ebene“ (l. c. Abb. 1 CE und S. 92, Fußnote 2) ist keine Ebene sondern eine Gerade an einem Medianriß, die als Tangente an den Clivus gelegt wurde. — Ich habe in der erwähnten Arbeit keine Angaben über die Konstruktion der Sphenoidalgeraden gemacht. Biegert (l. c. S. 92) konstruiert sie als „Tangente an die cerebrale, präselläre Schädelbasisfläche vom Limbus sphenoides bis zum Übergang in die Lamina cribrosa in der Mediansagittalen“. Auch das ist keine Ebene, sondern eine Gerade, die bei cerebralkonvexem Planum sphenoides eine Bogensehne bildet, wie das an Biegerts Abb. 1 auch der Fall ist. Nach meinem Dafürhalten konstruiert man die Gerade des Planum sphenoides am besten vom medianen Punkt der an der Cerebralfäche sichtbaren Sutura sphen-ethmoidea zum hintersten medianen Punkt des Limbus sphenoides. Wenn dieser nicht deutlich genau differenziert ist, kann man die Oberränder der Eingänge in die Foramina fasc. opticorum miteinander verbinden und den Medianpunkt dieser Geraden als hintersten Konstruktionspunkt der Sphenoidalgeraden verwenden. Dies entspricht zwar nicht der Definition, wohl aber ungefähr dem praktischen Vorgehen Biegerts. An anderer Stelle werde ich darauf ausführlich zu sprechen kommen.

B.o.



A

Ch.

H.

Mi.

Cr.

Lt.

St.

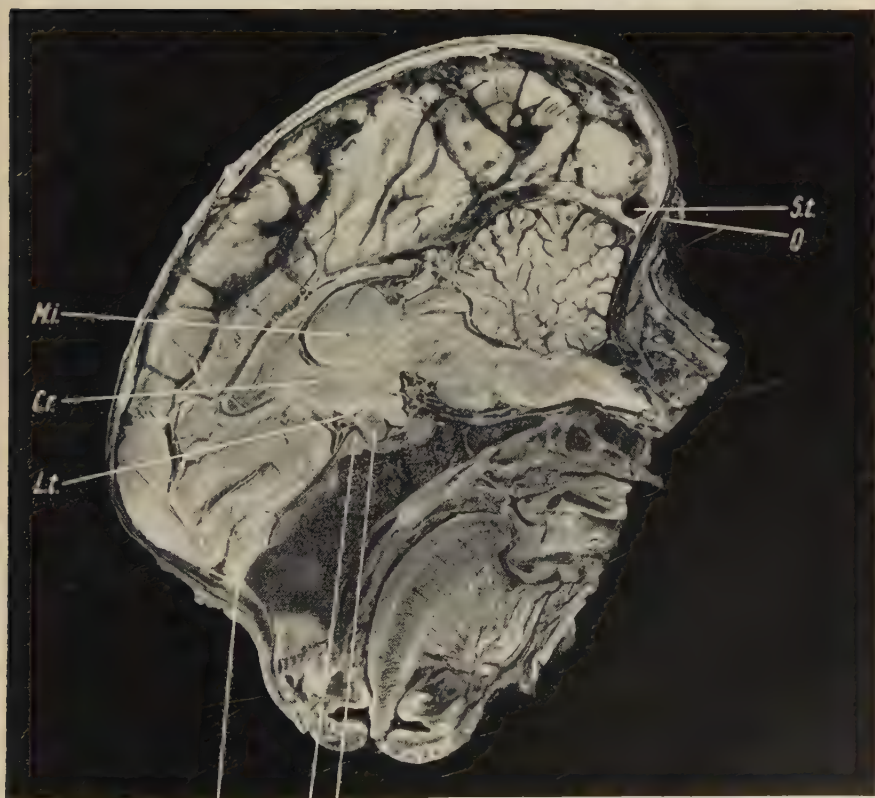
O.

Bo

Ls

Ch.

B





C

Abb. 5

Medianschnitte durch die Köpfe von *Saimiri sciureus* (A), *Macaca mulatta* neonatus (B) und adult (C). Vgl. Text S. 40f. Der Kopf von *Saimiri* ist durch Einlegen in Formol fixiert und anschließend nach Hochstetter nachchromiert. Der Neonatus ist durch Injektion mit Kaliumbichromat-Formol-Eisessig und das adulte Tier durch Formolinjektion fixiert.

Cerebellum zu erklären und entspricht einer in diesem Unterstamm eingetretenen phylogenetischen Differenzierungsphase.

Bei einem neonaten Männchen von *Macaca mulatta* (Abb. 5) findet sich ein im Prinzip ähnlicher Zustand, denn auch hier über-

ragen die Occipitallappen das Cerebellum. Allerdings ist bei dem hier abgebildeten Stück ebenso wie bei dem von Leche untersuchten Inf. I von *Macaca cynomolga* die Gegend des Endinion nicht so stark hirnwärts eingezogen wie bei *Saimiri* und einem jungen Individuum, anscheinend einem Inf. II, von *Cebus flavescens*, das Leche ebenfalls abbildet. Wie an dem vorliegenden Material zu erkennen ist, tritt dieser Zustand auch bei zahlreichen anderen Affen bei Neonaten auf, jedoch nicht bei allen. Über die Variabilität kann keine Aussage gemacht werden, weil das Material zu klein ist. Das bei den Neonaten gefundene Verhalten ist ontogenetisch zu verstehen: Das Cerebellum wird erst durch ein postnatal einsetzen- des Wachstum in das endgültige Größenverhältnis zum Großhirn

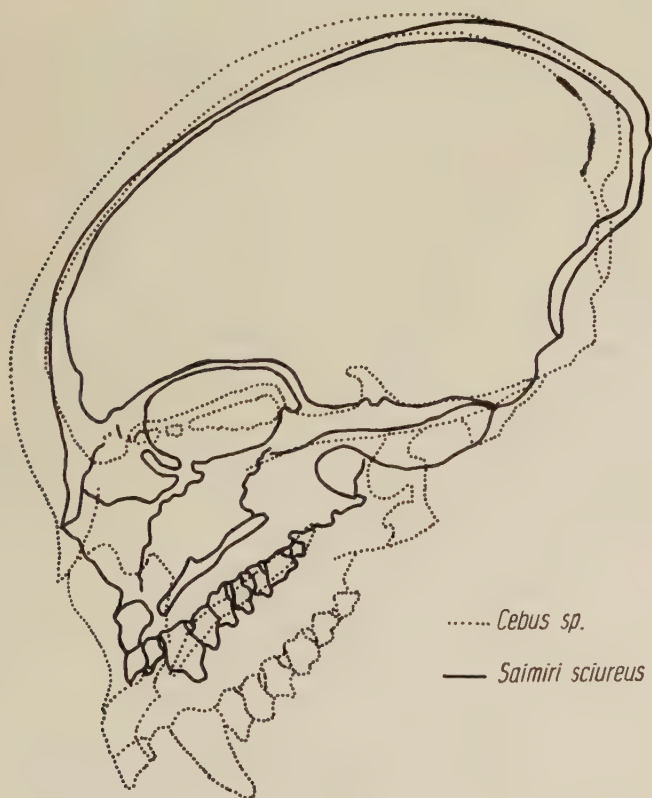


Abb. 6

Superposition der Medianrisse von Skelettschädeln von *Cebus* sp. und *Saimiri sciureus*. Die Köpfe sind auf gleiche Endokraniallänge gebracht und so auf den Clivus orientiert, daß sich die Hypophysengruben decken und die Cerebralfäche der postsellären Basis horizontal eingestellt ist.

kommen. Wahrscheinlich wird der neonate Zustand auch durch die räumlichen Bedingungen für das Gehirn mitbestimmt. Das ist aber, wie die Untersuchungen von Leche (1912) ergaben, mit denen meine eigenen Beobachtungen an *Alouatta* übereinstimmen, keinesfalls die einzige Erklärungsmöglichkeit. Das adulte Männchen von *Macaca mulatta*, bei dem die Hirnteile ihr definitives relatives Volumen erlangt haben, zeigt eine Bedeckung des Cerebellum durch die Occipitallappen, doch wird es nicht, wie bei dem Neonatus, überragt. Dieser Zustand findet sich mit geringen Abweichungen bei allen von mir untersuchten erwachsenen und jugendlichen Tieren. Ich vermute, daß er schon am Ende des ersten Lebensjahres ausgebildet ist.

Ferner muß erwogen werden, ob auch räumliche Gegebenheiten und das Größenverhältnis zwischen Gehirn und Körper auf die Lagebeziehungen zwischen Groß- und Kleinhirn Einfluß haben könnten. Schneider hat an Chiropteren dazu ein sehr eindrucksvolles Material vorgelegt. Diese Frage kann für die Affen noch nicht beantwortet werden. Zuerst müßte ein sehr großes Material von Zwerg- und Riesenformen derselben Gattung, mindestens aber nächstverwandter Gattungen untersucht werden, an dem auch die Variabilität dieser Verhältnisse klargestellt werden kann.

Seit man die große Bedeutung absoluter und relativer Größenbeziehungen der Organe für die Morphologie erkannte, die grundlegenden Arbeiten von Klatt wirkten hier bahnbrechend, hat sich das Wissen darum erheblich vermehrt. Darum ist eine Klarstellung der Begriffe unbedingt notwendig. Die Größe einer Form ist allein nie das entscheidende Kriterium, nach dem wir von Zwerg- oder Riesenform sprechen dürfen. Entscheidend ist das Größenverhältnis zur nächstverwandten Form desselben Formenkreises, welcher über die untersten systematischen Kategorien nicht hinausgehen darf. Von der Kenntnis der „Normalform“ her leiten wir die Berechtigung ab, eine Form als zwerg- oder riesenwüchsig zu erklären. Hält man sich nicht streng an diese kritische Einschränkung, dann läuft man Gefahr, die Zwergform mit einer normalen Kleinform zu verwechseln, die stammesgeschichtlich eine ganz andere Bedeutung hat. Bei Klein- und den genetisch andersartigen Zwergformen können aber ähnliche morphologische Phänomene auftreten, die sich durch eine Größenrelation eines bestimmten Organes erklären lassen. Dasselbe gilt für Riesen- und Großformen. Ein richtiges morpho-

logisches Urteil darüber kann somit nur gefällt werden, wenn zuerst entschieden ist, ob eine Kleinform, wie sie stammesgeschichtlich immer am Anfang steht, oder eine Zwergform bzw. Groß- oder Riesenform vorliegt. Hierzu sei auf die Darlegungen von Thenius (1954) verwiesen.

An unserem Material (Abb. 3) zeigt sich, daß die Großform *Galago crassicaudatus* und die Zwergform *Galago senegalensis* keinen Unterschied in der Lagerung des Großhirnes zum Cerebellum erkennen lassen, der in Beziehung zu der erheblich verschiedenen Körpergröße gebracht werden kann. Bei *Lepilemur* und *Lemur*, die allerdings in einem etwas weiteren Verwandtschaftsverhältnis zueinander stehen dürften, liegen die Dinge sogar umgekehrt. Das Cerebellum liegt bei der kleinen Form *Lepilemur* sogar in weiterem Ausmaße frei als bei der großen Form *Lemur*; die Untersuchung von Endokranialausgüssen bestätigt das. *Nycticebus cougane* und *Loris tardigradus* stehen in keinem so engen Verwandtschaftsverhältnis zueinander, um in diesem Zusammenhang direkt verglichen werden zu können.

Wir haben großen Wert auf die Entwicklung der Lagebeziehungen zwischen Groß- und Kleinhirn gelegt und in den obigen Ausführungen versucht, verschiedene Erklärungsmöglichkeiten für die bei Affen auftretenden Zustände aufzuzeigen. Dies geschah im Hinblick auf *Saimiri sciureus*, der innerhalb der Primaten durchaus eigenartige kranio-cerebrale topische Verhältnisse zeigt, die zu Vergleichen mit den bei *Homo* gefundenen anregten. Das vorliegende Material gestattet dazu Stellung zu nehmen; über *Saimiri* finden sich Angaben bei Leche (1912, S. 30), A. H. Schultz (1941, 1955), Hofer (1954) und ausführlich auch bei Biegert (1957), auf die hier nicht mehr eingegangen werden kann.

Im wesentlichen waren es folgende Merkmale am Schädel von *Saimiri*, die schon ältere Autoren zu Vergleichen mit dem menschlichen Schädel verlockten: Infolge der ausgesprochenen Körperkleinheit ist das Gehirn relativ groß, und daher ist der Hirnschädel der dominierende Kopfabschnitt. Die knöchernen Elemente des Schädeldaches sind sehr dünn und bilden niemals Scheitel- und Nackenkämme aus. Im Verhältnis zum Hirnschädel ist der Kieferabschnitt außerordentlich gering entfaltet und liegt subcerebral; bei Clivusorientierung liegen die Stirnpole des Gehirnes meist etwas weiter rostral als die Oberkieferspitze.

Die Deklination des Oberkiefers (Abb. 6) ist unwesentlich von der von *Cebus* verschieden. Die Orbitae sind stark nach vorn gewendet und medial so sehr aneinander gerückt, daß eine fibrös verschlossene Fenestra interorbitalis anstelle eines knöchernen Septum entsteht¹. Besonders wichtig sind aber die Kennzeichen des Hinterkopfes. Das Hinterhaupt ladet sehr stark nach hinten aus und zeigt eine kerbenartige Einziehung, die an der Anheftungsstelle des Tentorium an der Innenfläche der Squama occipitalis beginnt. Die Fossa cranii occipitalis cerebellari sist im Verhältnis zu der Pars cerebralis dieser Schädelgrube auffällig klein. Bei jeder Orientierung, besonders aber bei der auf die Ohr-Augenebene, liegt das Foramen magnum mehr central als bei anderen Affen. Es ist durchaus begreiflich, daß diese Merkmalskombination einen Vergleich mit dem menschlichen Schädel nahelegt. Leche (1912) hat aber schon betont, daß die Menschenähnlichkeit von *Saimiri* darin beruht, daß das adulte Tier Merkmale bewahrt, die die frühesten infantilen Stadien anderer Affen aufweisen. Darauf wurde oben schon anhand der Lagebeziehungen zwischen Groß- und Kleinhirn hingewiesen. Der Gedankengang Leches muß aber anders ausgedrückt werden: In solchen Merkmalen ist der Schädel von *Saimiri* menschenähnlich, die bei *Homo* durch seine relative Hirngröße und die relative Kleinheit des Kieferapparates erklärbar sind. In diesen Merkmalen kann eine grobe Ähnlichkeit mit kindlichen Affenstadien erblickt werden und nur über diese könnte eine Ähnlichkeit mit *Saimiri* bestehen. Daß diesen keine genetischen Beziehungen zu Grunde liegen, sagte schon Leche, und heute müßte man hinzufügen, daß gerade diese Merkmale beim Menschen ausgeprägte, gattungstypische Adultmerkmale sind und kaum ausreichen, Ähnlichkeiten verständlich zu machen.

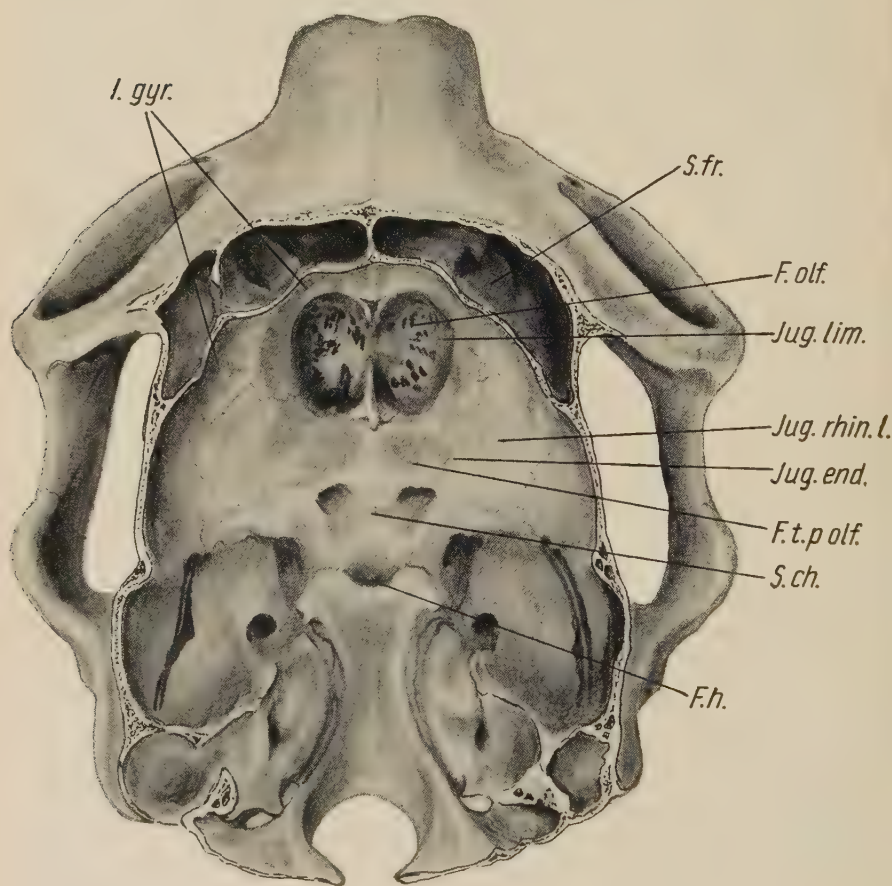
Wir wollen hier nur auf die Eigenheiten des Hirnschädels bei *Saimiri* eingehen. Das Gehirn ist bei *Saimiri* im Verhältnis zum Körper des Tieres, das etwa die Größe eines Eichhörnchens hat, sehr groß. In Prozenten des Körpergewichtes ausgedrückt, ist es sogar in einem günstigeren Verhältnis als beim Menschen, wie A. H. Schultz (1941) feststellte. Das trifft für das Gesamthirn zu. Wenn man von den Lageverhältnissen zwischen Groß- und Kleinhirn ausgeht, interessiert vordringlich, wie sich diese beiden Hirnteile bei *Saimiri* verhalten. Wirz (1950) gibt in ihren Cerebrali-

¹ Über die Lage der Orbitae vgl. Biegert (1957).

sationsstudien nicht an, welche Gattungen neuweltlicher Affen untersucht wurden, sondern stellt nur fest, daß die Hapaliden (Callithricidae) durchaus im Rahmen der Halbaffenverhältnisse lägen, während die Cebidae eine sehr hohe Rangstufe erreicht hätten. Auf die Darlegungen und Ergebnisse von Wirz (1950) kann hier nicht im einzelnen eingegangen werden. Es zeigt sich, was schon bei der makroskopischen Betrachtung des Gehirnes vermutet werden konnte, daß bei den Cebidae der Neopallium-Index so hoch liegt wie bei den Ponginae (*Pan*), daß aber der Cerebellum-Index, der bei allen Affen sonderbar niedrig liegt, bei den Cebidae sich etwa in gleicher Höhe hält wie der von *Pan*. Das überrascht sehr, wenn man das Gehirn von *Saimiri* betrachtet, denn bei diesem ist das kleine Cerebellum auffallend, und darin beruht ja auch die Ähnlichkeit mit den Gehirnen neonater Cercopithecidae. Ich vermute deshalb, daß *Saimiri*, der ein nächster Verwandter von *Cebus* ist, hinsichtlich des Größenverhältnisses zwischen Groß- und Kleinhirn, eine abweichende Stellung einnimmt. Die auf den Volumenverschiedenheiten beruhenden Lagebeziehungen zwischen Groß- und Kleinhirn drücken sich auch in der Bildung des Hinterhauptes aus. Dieses ladet in starker Wölbung weit über das Foramen magnum nach hinten aus und geht in Höhe des Endinion in eine umgekehrte Wölbung, also nach hinten konkav, über. Diese occipitale Einziehung beginnt genau an der Grenze zwischen Fossa cranii occipitalis cerebialis und occipitalis cerebellaris; hierin besteht die Ähnlichkeit mit den neonaten Schädeln, wie oben gezeigt wurde. Diese eigenartige Hinterhauptsgestaltung weicht morphologisch grundsätzlich von der der übrigen adulten Primatenköpfe und auch der des Menschen ab. Die über das Foramen magnum nach hinten ausladende Hinterhauptswölbung bei *Saimiri* ist rein durch die sehr langen und anscheinend umfangreichen Occipitallappen des Großhirnes bedingt, während das Kleinhirn daran keinen Anteil hat. Stünden die Occipitallappen des Großhirnes zum Kleinhirn in etwa demselben Volumenverhältnis, wie etwa bei *Aotes* oder *Hapale*, dann hätte das Hinterhaupt wohl eine ähnliche Gestalt. Beim Menschen und allen höheren Primaten ist die Hinterhauptswölbung in der Medianebene durch beide Hirnteile zu ungefähr gleichen Teilen bedingt. Die im einzelnen gefundenen Unterschiede, die sehr erheblich sein können, berühren aber den prinzipiellen morphologischen Unterschied nicht der zwischen der Hinterhauptswölbung von *Saimiri* und vielen neonaten Affen

— *Alouatta* macht hierin eine Ausnahme (Leche, 1912 und eigene Beobachtungen) — einerseits und *Homo* andererseits besteht. Daß diese Form des Hinterkopfes bei *Saimiri* auch Einfluß auf die relative Lage des Foramen magnum hat, sei hier nur erwähnt, aber nicht weiter ausgeführt, weil damit die Zielsetzung unserer Studie überschritten wäre.

Die Überlagerung der Bulbi olfactorii durch den sich mengenmäßig entfaltenden Neocortex, die bei den Affen durch ihre weitgehende Reaktion begünstigt wird, führt zur Bildung einer vorderen Bucht des Cavum cranii, die rhinencephale und neocorticale Teile einschließt und bei den Simiae zur Fossa cranii frontalis wird. Ihr



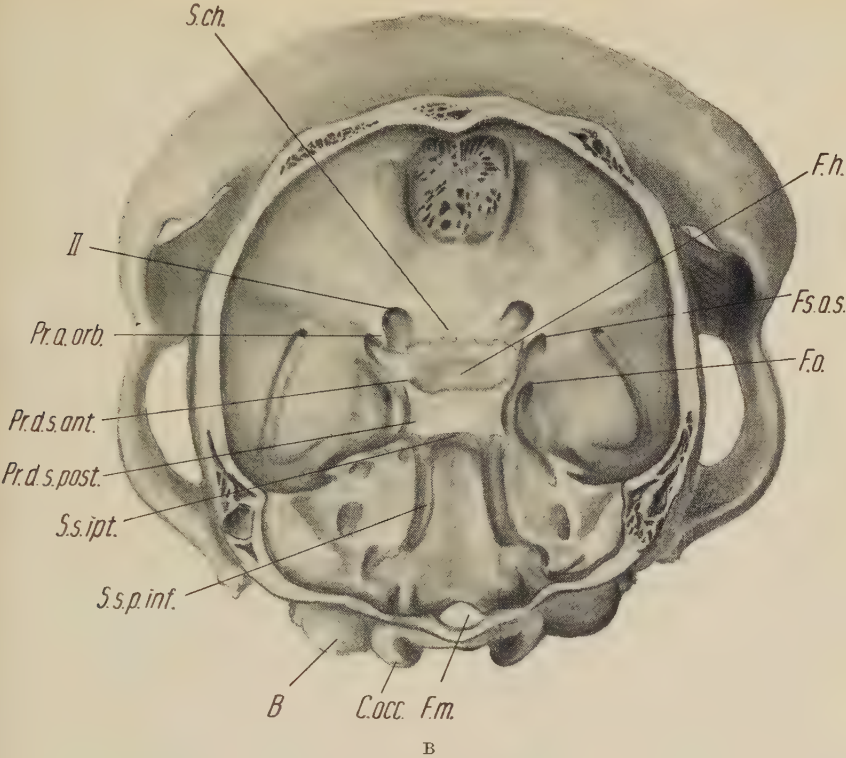


Abb. 7

Ansicht der Cerebralfäche der knöchernen Schädelbasis von *Daubentonia madagascariensis* (A) und *Lemur* sp. (B) Original zu (A) im Naturhistorischen Museum zu Wiesbaden, zu (B) im Naturhistorischen Museum zu Wien; Nr. 892. Zeichnung A. Höhn.

B.	Bulla auditiva	Jug. end.	Jugum endorhinale
C. occ.	Condylus occipitalis	Jug. rhin. l.	Jugum rhinicum laterale
F. h.	Fossa hypophyseos	Pr. a. orb.	Processus alae orbitalis
F. m.	Foramen occipitale magnum	Pr. d. s. a.	Processus dorsus sellae anterior
F. o.	Foramen ovale	Pr. d. s. post.	Processus dorsus sellae posterior
F. olf.	Fossa olfactoria	S. ch.	Sulcus chiasmatis
F. s. o. s.	Fissura orbitalis superior	S. fr.	Sinus frontalis
F. t. polf.	Fossa tuberculi parolfactorii	S. s. ip.	Sulcus sinus interpetrosi
I. gyr.	Impressiones gyrorum vom Neocortex ausgehend	S. s. p. inf.	Sulcus sinus petrosi inferior
Jug. lim.	Jugum limitans fossae olfactoriae	II	Foramen fasciculorum opticorum

morphologisches Homologon fällt bei *Daubentonia* durch folgende Merkmale auf (Abb. 7): a) Das völlige Fehlen sich nach cerebral vorwölbender Orbitaldächer; damit hängt der Mangel der Impressiones orbitales zusammen. b) Die starke Modellierung ihrer Fläche durch das Gehirn, die auch Teile des Rhinencephalon in einem sonst

bei Halbaffen nicht gefundenen Ausmaße am Endokranialausguß erkennen läßt¹.

a) Das Fehlen cerebral vorgewölbter Orbitaldächer wurde bei *Daubentonia* schon von Starck (1953, S. 180 f. und 194 f.) beobachtet. Die Orbitae dieser Gattung liegen nicht nur voneinander weit getrennt (vgl. dagegen *Loris*; Hochstetter, 1942; Starck, 1953), sondern auch basial etwas verschoben, wie Starck (l. c. Abb. 6) zeigen konnte. Dadurch werden sie sowohl nach lateral, als auch in sagittaler Richtung vom Gehirn weggezogen; in die so entstehenden „toten“ Räume schiebt sich ein umfangreiches Stirnhöhhlensystem, welches das Cavum cranii von frontal und lateral umgreift. Infolge der geänderten Lage kommen die Orbitae und das Gehirn nicht in räumlichen Kontakt. „So kommt im ganzen Bereich der Konvexität die Eigenform des Gehirnes ohne Beeinflussung von äußeren Faktoren gut zum Ausdruck“ (Starck, 1953, S. 180). Die Beschreibung dieses Lageverhältnisses zwischen Gehirn und Orbitae bei *Daubentonia* macht zwar das Fehlen der Orbitalimpressionen am Gehirn und der cerebral vorgewölbten Orbitaldächer am Endokranium verständlich, doch ist dieses selbst damit nicht erklärt.

b) Mit einer bei Halbaffen und Affen sonst nicht gefundenen Schärfe imprimieren sich die basialen Riechhirnanteile auf dem Planum sphenoidaleum bei *Daubentonia*. Bei anderen Säugern sind diese Hirnteile fast immer auch am Endokranialausguß zu studieren, weil sie den Knochen der Schädelbasis modellieren; aus bisher nicht erklärbaren Gründen ist dies bei Halbaffen und Affen nicht der Fall, so daß *Daubentonia* in dieser Hinsicht einen Sonderfall darstellt².

¹ Peters (1865, S. 90) hat schon „die auf der inneren Schädelfläche bemerklichen Hirneindrücke“ vermerkt, und Zuckerkandl (1899, S. 95) beschreibt sie und bezieht sie auf die korrespondierenden Sulci. Es handelt sich dabei aber immer um die Furchen des Neocortex. Nur E. Smith (1906) findet ausnahmsweise auch Impressionen des Rhinencephalon an der Schädelbasis bei Halbaffen.

² Das umfangreiche Material, das bisher daraufhin untersucht wurde (Smith, 1953; *Homo*; Hofer, 1954; *Aotes* und andere Affen), hat niemals einen Befund ergeben, der dem von *Daubentonia* vergleichbar wäre. Meine Diskussionsbemerkung zum Vortrag Smith (1953) sowie die *Aotes* betreffende Feststellung (Hofer, 1954, S. 102) besteht daher wohl zu Recht, muß aber in bezug auf *Daubentonia* eingeschränkt werden.

Die rhinencephalen Anteile der Hirnbasis bieten bei *Daubentonia* wesentlich dasselbe anatomische Bild, wie bei *Lemur* oder einem anderen primitiven Säuger. Zunächst interessiert hier die Modellierung auf dem Planum sphenoidum. Vom seitlichen Hinterrand der Fossa olfactoria zieht eine flache Impression nach lateral und occipital auf den Vorderrand der temporalen Schädelgrube zu. Es ist die Impressio cruris olfact. lateralis, welcher am Gehirn von *Daubentonia* sehr umfangreich ist. Die laterale Begrenzung dieser Impressio bildet das schwache Jugum rhinicum laterale orale, welches am Endokranialausguß als Furche erscheint. Es entspricht der Fissura rhinica lateralis oralis (palaeo-neocorticalis Spatz). Das Jugum erstreckt sich vom seitlichen Teil des Jugum limitans fossae olfactoriae bis zu dem sehr deutlichen und breiten Jugum fissurae sylvii. Die mediale Begrenzung der Impressio cruris olfact. lateralis bildet das Jugum endorhinale, das ebenfalls bis zum Jugum der Fissura sylvii herabzieht, aber nicht am Jugum limitans fossae olfactoriae beginnen kann, weil sich das Crus olfactorium mediale dazwischenschiebt. Das Jugum endorhinale fand sich bei keinem Säuger so deutlich ausgebildet wie bei *Daubentonia*.

Das Crus olfactorium mediale ist am Endokranialausguß eben erkennbar. Da die ihm entsprechende flache Impression in der Schädelbasis dicht hinter der Fossa olfactoria auf der nasal abfallenden Fläche des Planum sphenoidum gelegen ist, kann sie nur durch den Endokranialausguß im Positiv sichtbar gemacht werden. Auf dem Planum sphenoidum erkennt man als flache, von den Joga endorhinalia umrahmte Delle die beiden Impressionen der Tubercula parolfactoria. Die beschriebenen Modellierungen der Schädelbasis sind schwer abzubilden. Ein klares Bild derselben gewinnt man nur durch vergleichsweises Untersuchen des Endokranialausgusses, des Schädels und des Gehirnes.

Einige Besonderheiten bietet die Topographie des Bodens des Zwischenhirnes sowie die Mitte der Schädelbasis. Der Knochen der letzteren ist stark gebläht. Es finden sich keine Kanten oder Ecken, sondern überwiegend gerundete Knochenumfänge. Hierin liegt ein auffallender Unterschied zu *Lemur* (Abb. 7), der sich durch die bei Halbaffen ganz ungewöhnliche Pneumatisation der Schädelbasis bei *Daubentonia* erklärt. Die beiden Foramina fasc. opticorum ziehen in typischer Weise nach lateral und rostral; sie sind miteinander durch einen sehr flachen Sulcus chiasmatis verbunden, dessen mediane Vorderwand zum Planum sphenoidum ansteigt,

jedoch keinen Limbus sphenoides aufweist (vgl. S. 55). Der sehr flache Sulcus chiasmatis ist erheblich länger, als es dem geringen Kaliber des Chiasma entspräche. Letzteres liegt der Schädelbasis an (Abb. 1) und findet sich fast in derselben Querebene wie die Commissura rostralis; daher steigt die Lamina terminalis vom vorderen Umfange des Chiasma sehr steil zur vorderen Commissur empor. Bei *Lemur varius* (Abb. 1) ist die Stelle der Schädelbasis, der das Chiasma anliegt, nicht durch einen Sulcus gekennzeichnet. Vom Tuberculum sellae an, welches bei dem vorliegenden Individuum von *Lemur* deutlich hervortritt, aber nicht bei allen gleich gut ausgebildet ist, steigt die Schädelbasis allmählich bis zu dem Punkt an, wo die Falx sich basal anheftet. Dieser liegt oral der Stelle auf

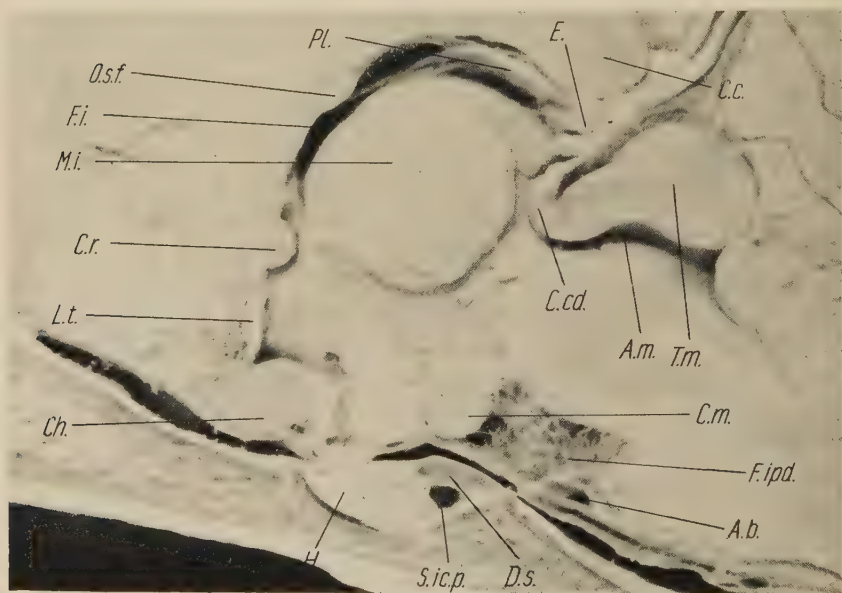


Abb. 8

Das Zwischenhirn von *Lemur varius* im Medianschnitt. Originalpräparat von F. Hochstetter, das zu Abb. 1 als Vorlage diente. Stark vergrößerte Photographie von W. Platzer (Wien).

- | | | | |
|--------|--|-----------|--|
| A. b. | Arteria basialis | E. | Epiphyse; Recessus pinealis ist deutlich erkennbar |
| A. m. | Aquaeductus mesencephali | F. i. | Foramen interventriculare |
| C. c. | Corpus callosum, splenialer Teil; das Corpus callosum liegt nur teilweise im Bilde | F. ipd. | Fossa interpeduncularis |
| Ch. | Chiasma fasciculorum opticorum | H. | Hypophyse |
| C. cd. | Commissura caudalis | L. t. | Lamina terminalis |
| C. m. | Corpus mamillare | M. i. | Massa intermedia |
| C. r. | Commissura rostralis | O. sf. | Organon subfornicale |
| D. s. | Dorsum sellae | Pl. | Plexus chorioideus des III. Ventrikels |
| | | S. ic. p. | Sinus intercavernosus posterior |

dem Praesphenoid, die lagemäßig einem Limbus sphenoides entspräche. Auch bei *Lemur* liegt die Commissura rostralis etwa in derselben Querebene wie das Chiasma, so daß sich die Lamina terminalis ähnlich verhält wie bei *Daubentonia*. Der Durchschnitt des Chiasma ist bei *Lemur* umfangreicher als bei *Daubentonia*. Auffallend ist, im Vergleich mit *Lemur*, der weite Abstand zwischen Chiasma und Hypophyse bei *Daubentonia*; der Länge des Cavum cranii entsprechend hätte man die umgekehrten Verhältnisse erwartet. Die Pars oralis tuberis liegt bei *Daubentonia* der Schädelbasis fast an und zeigt eine stark geneigte Stellung. Bei *Lemur varius* liegt das Chiasma dicht vor der Hypophyse (Abb. 8), so daß eine, die occipitale Circumferenz des Durchschnittes des Chiasma tangierende Senkrechte auf die äußere Schädelbasis, den Vorderlappen der Hypophyse durchstieße. Daher ist die Pars oralis tuberis bei *Lemur* kürzer als bei *Daubentonia* und zieht steil zum Chiasma empor. Am Präparat ist sie etwas gefaltet, doch könnte dafür auch die bei der Fixierung unvermeidliche Schrumpfung teilweise verantwortlich gemacht werden. Prinzipiell die gleichen Verhältnisse fanden sich bei einem Neonatus von *Lemur mongoz* und *Lemur catta* (Starck 1953, S. 174).

Die Beschreibung der Fossa hypophyseos bei *Daubentonia* durch Starck (1953) ist kaum mehr zu ergänzen. Die Hypophysengrube ist sehr tief, etwas occipital gewendet, im ganzen sackförmig. Bei dem Feuchtpräparat ist sie im Medianschnitt fast kreisrund, während sie bei dem Trockenschädel etwas länglich gestaltet ist. Die Hypophyse füllt die tiefe Sella fast völlig aus; sie besitzt ein spaltförmiges, fast den ganzen Hypophysenkörper durchziehendes Lumen. Sinus intercavernosi konnten an dem einen Stück nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden. Das Dorsum sellae des Berliner Kopfes ist im Gegensatz zu dem des Wiesbadener Schädels sehr dünn und zart. Es überdeckt die Fossa hypophyseos von occipital und auch etwas von dorsal, so daß es (Abb. 1) unter das umfangreiche Corpus mamillare druntergreift. Die Pars aboralis tuberis ist bei *Daubentonia* kürzer als die Pars oralis und schlägt sich um den Rand des Dorsum sellae herum, dessen Cerebralfäche aufliegen, so daß sie sich zwischen diesem und dem Corpus mamillare einschiebt. Im III. Ventrikel entsteht dadurch eine nach occipital gerichtete, spaltförmige Ausbuchtung unterhalb des Corpus mamillare. Recessus opticus und infundibuli sind deutlich. Im übrigen ist der III. Ventrikel sehr schmal und hoch, aber auch wegen

des weiten horizontalen Abstandes zwischen Hypophyse und Chiasma, länger als bei *Lemur* (Abb. 1, 8). Der Grund des III. Ventrikels erscheint dadurch breit abgestutzt und nicht in dem bei *Lemur* gefundenen Ausmaße trichterartig ausgezogen. Wegen dieser Form des Grundes des III. Ventrikels und wegen der Größe und der runden Form der Hypophyse könnte übersehen werden, daß diese dennoch so weit nach occipital geschlagen ist, daß sie unter dem Corpus mamillare liegt (Diepen, 1948)¹. Die Abbildung eines entsprechenden Präparates bei einer Katze zeigt den gleichen Befund; vgl. dazu auch *Lemur*.

Der Unterschied zwischen *Daubentonia* und *Lemur* im Bau dieser Region besteht vor allem in der Form der Hypophysengrube und der Hypophyse sowie in dem Abstand zwischen letzterer und dem Chiasma. Das wohlausgebildete Dorsum sellae ist bei dem von Hochstetter untersuchten Stück von *Lemur varius* stark nach nasal gewendet. Bei *Lemur mongoz* neonatus und manchen anderen Exemplaren von *Lemur varius* ist es mehr nach dorsal orientiert. Das Dorsum sellae schiebt sich nicht in die Fossa interpeduncularis hinein, sondern schließt sie in ihrem vorderen Abschnitt nach basial ab; hierin stimmt *Lemur* mit *Daubentonia* überein. Diese Verhältnisse sind, wie auch bei Affen zu sehen ist, innerhalb eines engeren Stammes nicht sehr variabel. Der freie Rand des Dorsum sellae liegt bei allen untersuchten Stücken von *Lemur varius* höher als das Tuberculum sellae, während er bei *Daubentonia* in gleicher Höhe mit dem Vorderrand der Hypophysengrube steht. Auch bei *Lemur varius* — der Neonatus von *Lemur mongoz* zeigt diese Verhältnisse nicht genügend deutlich — schiebt sich das Dorsum sellae in eine Nische hinein, die von der Pars aboralis tuberculi und der Dorsalfläche des Hypophysenkörpers gebildet wird. In dieser Nische reicht das Dorsum aber nicht so weit nach oral, daß es die Hypophyse so weit bedeckt, wie das bei *Daubentonia* der Fall ist. Diesem Merkmal ist kaum Gewicht beizulegen, denn die orale Erstreckung des Dorsum sellae dürfte, soweit nach Schädelmaterial geschlossen werden kann, außerordentlich variieren. Hierzu sei auch auf die Untersuchungen von Hochstetter (1942) verwiesen, der mehrfach auf

¹ Hier könnte die Ansicht von Diepen (1948) dargelegt und die hier erhobenen Befunde in diese eingebaut werden. *Lemur* und *Daubentonia* verhalten sich in der Morphologie des Bodens des Zwischenhirns jedoch nicht ganz primitiv. Darum sollen unsere Befunde anderwärts zusammen mit *Tupaia* und anderen Halbaffen und Affen mitgeteilt werden.

die Anatomie der Sattellehne bei verschiedenen Säugern zu sprechen kommt. Wie bei *Daubentonia* liegt auch bei *Lemur varius* das umfangreiche Corpus mamillare nicht über dem Rande des Dorsum sellae, wie das bei den Simiae häufig der Fall ist, sondern über dessen Cerebralfäche. Bei *Lemur mongoz neonatus* ist dieser Zustand weniger deutlich ausgeprägt als bei *L. varius*. Die Hypophyse und ihre Grube sind bei *Lemur* flach; zwischen dem Hinterrand der Hypophyse und der weitesten occipitalen Ausbuchtung der Fossa hypophyseos findet sich der Durchschnitt des Sinus intercavernosus posterior, der ein sehr weites Lumen aufweist. Der Sinus intercavernosus anterior konnte an dem Präparat nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden. Über die Pars oralis tuberis wurde schon berichtet (S. 53); die Pars aboralis steigt vom Foramen des Diaphragma sellae schief nach dorso-occipital an, wobei eine allmähliche Verdickung derselben eintritt, so daß makroskopisch eine scharfe und eindeutige Abgrenzung des Corpus mamillare nicht möglich ist. Die Pars aboralis verläuft gestreckt und ist länger als die Pars oralis. Der Recessus opticus und infundibuli sind deutlich; letzterer ist niedrig und erweitert sich in der Medianen nach dem Ventrikel hin zu einem breiten Trichter. Die Kürze der Pars oralis tuberis bringt mit sich, daß die occipitale Lage der Hypophyse im Vergleich mit *Daubentonia* weniger deutlich ist. Vom Recessus infundibuli aus betrachtet, liegt die Hypophyse nach hinten gewendet, wie besonders an unserem Präparat die Lage des Hinterlappens dartut. Der Hypophysenkörper liegt genau unter dem vom Hinterrand des Chiasma und dem Corpus mamillare eingenommenen Gebiet.

Die Skelettanatomie der Sella (Starck, 1953, S. 182) bei *Daubentonia* ist nur verständlich, wenn man die völlig typischen Verhältnisse bei *Lemur* zugrunde legt (Abb. 7), die denen von *Propithecus* sehr ähnlich sind. Hochstetter (1942, S. 83 f.) geht auf die Skelettanatomie der Sella nicht ein, sondern betrachtet nur die von der Crista ossis petrosi ausgehenden Verknöcherungen des Tentorium. Bei *Lemur* sp. hat das Dorsum sellae in der Ansicht von der Cerebralfäche her die Form eines querstehenden Rechteckes, dessen Ecken zipfelartig ausgezogen sind. Die beiden vorderen, lateral an der Sella vorbeistrebenden Fortsätze (Processus clinoidi posteriores) sind die Processus dorsi sellae anteriores, die beiden hinteren, den Sinus überdeckenden sind sie Proc. dorsi sellae posteriores. Da beide Fortsatzpaare Ossifikationen in der Dura sind, die vom Dorsum ausgehen, sind die meist sehr unregelmäßig und seiten-

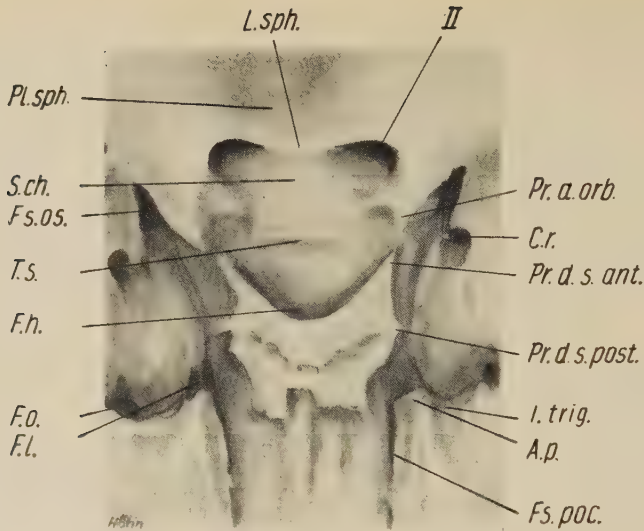


Abb. 9

Mitte der Cerebrallfläche der knöchernen Schädelbasis von *Pan* sp.; 17jähriges Männchen (Zootier); Museum Hamburg 1552. Zeichnung Höhn.

A. p.	Apex pyramidis	Pl. sph.	Planum sphenoides
C. r.	Canalis rotundus	Pr. a. orb.	Processus alae orbitalis (alae parvae) oder clinoides anterior
F. h.	Fossa hypophyseos	Pr. d. s. ant.	Processus dorsi sellae anterior (clinoides posterior)
Fl. l.	Foramen lacerum, medialer Teil	Pr. d. s. post.	Processus dorsi sellae posterior
F. o.	Foramen ovale	S. ch.	Sulcus chiasmatis
Fs. o. s.	Fissura orbitalis superior	T. s.	Tuberculum sellae
Fs. poc.	Fissura petrooccipitalis		
I. trig.	Impressio trigemini		
L. sph.	Limbus sphenoides		

ungleich ausgebildet. Der Zustand ihrer Ausbildung dürfte sehr der Altersvariation unterliegen; über die vorderen Fortsätze und die Bildung der Taenia interclinoidea vgl. S. 58. Wenn im Affenstamm ein Dorsum sellae primordial angelegt ist, dann kommen diese Fortsätze in der bei *Lemur* geschilderten, typischen Weise weitverbreitet vor; die Abb. 9 von einer Schädelbasis von *Pan* zeigt sie in gleicher Ausbildung wie bei *Lemur*. Ein Foramen dorsi sellae wurde bei *Lemur* nicht beobachtet, tritt aber bei den Simiae sehr häufig auf¹.

¹ Das Präparat Hochstetters (Abb. 8) läßt an der sellären Fläche der Wurzel des Dorsum eine, occipital des Sinus intercavernosus gelegene kerbenartige Einziehung des Knochens erkennen, in die ein Durazipfel hineinreicht. Der Knochen ist an dieser Stelle nicht durchbrochen, wird aber sehr dünn. Ob dies die Andeutung eines ehemals vorhandenen oder eines in Entstehung begriffenen Foramen dorsi sellae ist, oder ob dieses Bild dadurch zustande kam, daß die Schnittführung hart an einem solchen Foramen vorbeiging, läßt sich nicht entscheiden.

Die beiden Processus dorsi sellae posteriores sind auf die Spitze der Felsenbeinpyramiden zugewendet und überbrücken z. T. den in den Sinus petrosus inferior übergehenden Teil des Sinus cavernosus. An der Cerebralfäche der Basis des Dorsum von *Lemur* sp. findet sich ein tiefer, in occipital konkavem Bogen die beiden Sulci der Sinus petrosi inferiores verbindender Sulcus, der auch am Endokranialausguß sehr deutlich erscheint, der einem postsellären basialen Querblutleiter entspricht. Ein solcher tritt bei Affen mehrfach auf (Hofer, 1954) und dürfte dem Plexus basialis entsprechen; dieser Sinus interpetrosus oder transversus basalis findet sich bei verschiedenen Affen, aber durchaus nicht immer¹.

Es fällt auf, daß er bei *Lemur varius* an keinem Kopf nachweisbar war, während er bei *Lemur* sp. außerordentlich deutlich war. Ein entsprechender Sulcus fehlt auch bei *Daubentonia* und *Propithecus*, die beide einen deutlichen Sulcus des Sinus petrosus inferior besitzen, der bis unter die Processus dorsi sellae posteriores (*Daubentonia*) oder bis an den unregelmäßig gestalteten Lateralrand des Dorsum sellae (*Propithecus*) zu verfolgen ist. Die Processus dorsi sellae posteriores, die bei *Lemur* sp. kurze Knochenzipfel sind, unter denen der Sinus durchtritt, sind bei *Daubentonia* kräftige, stumpfe Zapfen, die vielleicht im Inneren reichlich Spongiosa aufweisen. Bei *Propithecus* ist das Dorsum sellae relativ klein mit unregelmäßigen Kanten und Leisten an seiner Cerebralfäche versehen; solche Skulpturierungen sind bei Prosimiae und Simiae am Dorsum sellae sehr häufig zu beobachten (Abb. 9, *Pan*). Die hinteren Fortsätze des Dorsum sellae bei *Propithecus* sind scharfe, unregelmäßig gestaltete Kanten.

Die Processus dorsi sellae anteriores (clinoidei posteriores) sind bei *Lemur* sp. seitenungleiche Knochenspieße, die direkt auf die Processus alae orbitales zustreben, sie aber nicht erreichen und auch keine andere Knochenverbindung eingehen.

Die Processus alae orbitales des Praesphenoid sind nach hinten und etwas nach medial gerichtete, verschieden ausgebildete, aber fast immer vorhandene Fortsätze, die am lateralen und basialen Umfange der Foramina fasc. opticorum auftreten. Sie können sowohl durch Naht als auch synostotisch mit den Processus dorsi

¹ Systematische Untersuchungen zu dieser Frage fehlen noch. Darum ist noch unklar, ob dieser Querblutleiter der postsellären Basis im Rahmen der individuellen Variabilität einmal als Plexus, dann wieder als Sinus ausgebildet sein kann.

sellae anteriores verbunden werden, wodurch eine Taenia interclinoidea entsteht, die Hochstetter mehrmals treffend mit einem seitlichen Geländer der Hypophysengrube vergleicht. Es wird nur eine Spange, nicht eine völlig geschlossene knöcherne Wand an der Seite der Hypophysengrube gebildet; in idealer Ausbildung findet man dies bei vielen Schädeln erwachsener Orangs (Hochstetter, 1942).

Die eigentümlichsten Verhältnisse zeigt *Daubentonia* (Abb. 7). Die Fossa hypophyseos ist lateral völlig geschlossen. Das Keilbein ist so stark pneumatisch aufgetrieben, daß auch der praesellaere Teil in Höhe des Randes des Dorsum sellae gelagert ist. Die Processus alae orbitales sind als gesonderte und frei endende Fortsätze nicht vorhanden, sondern bilden zwei Wülste, die vom äußeren und basialen Rande des Foramen fasc. opticorum direkt in den praesellaeren Teil des Sphenoid übergehen. An dem vorliegenden Schädel läßt sich keine Grenze zwischen dem Körper des Keilbeines und den Processus alae orbitalis nachweisen; beide gehen in Höhe des Sulcus chiasmatis, also nasal der Fossa hypophyseos, völlig ineinander über. Lateral der Hypophysengrube findet sich zwischen dem Keilbeinkörper und den Processus dorsi sellae anteriores eine deutliche Knochengrenze. Dieser völlige laterale Abschluß der Fossa hypophyseos ist meines Wissens von keinem anderen Affen oder Halbaffen bekannt. Wahrscheinlich werden im Zusammenhang damit die sellären Sinus bei *Daubentonia* Abweichungen aufweisen.

Der Befund an der Sella von *Daubentonia* kann, solange embryonales Material nicht vorliegt, nur durch Deutung anderer Verhältnisse verständlich gemacht werden. Dazu stehen zwei Wege offen: Die durch die Pneumatisation bedingte Volumzunahme des Keilbeinkörpers könnte dazu geführt haben, daß sowohl die Processus dorsi sellae anteriores, als auch die Processus alarum orbitalium untereinander und mit ihm verschmolzen. Nach dieser Auffassung wäre die laterale Wand der Hypophysengrube unter Umgehung einer distinkten Taenia interclinoidea entstanden. Wahrscheinlicher ist wohl, daß ursprünglich eine solche Taenia vorhanden war und vielleicht im Zusammenhang mit der Pneumatisation des Keilbeines der völlige laterale Abschluß der Fossa hypophyseos entstanden ist. Ob auf früherer embryonaler Stufe eine knorpelige Taenia interclinoidea bestanden hat, die dann ossifizierte und Anlaß zur Bildung der knöchernen Seitenwand der Hypophysengrube wurde, oder ob erst im späteren individuellen Alter von dieser Taenia aus der

knöcherne Abschluß herbeigeführt wurde, muß noch offenbleiben. Der Nachweis knorpeliger Trabeculae interclinoideae bei *Macaca cynomolga* und *Semnopithecus* im embryonalen Zustand durch E. Fischer (1903, S. 389, 397) scheint für letztere Auffassung zu sprechen, auch wenn solche Trabeculae interclinoideae bei Halbaffen meines Wissens noch nicht gefunden sind, und auch, wenn sie gerade bei den beiden erwähnten Gattungen später aufgelöst werden; vgl. dazu Hochstetter (1942, S. 106).

Die Medialfläche des Gehirnes von *Daubentonia* wurde von E. Smith (1902, 360 ff.; Abb. 37, 38) beschrieben und abgebildet. Eine Photographie der Medianansicht einer Hemisphäre derselben Gattung findet sich bei Jakob—Onelli (1911, Taf. 41, Fig. 266). Einige ergänzende Befunde sollen hier noch mitgeteilt werden.

Das Corpus callosum ist bei vorliegendem Kopf 25 mm lang, womit die Längenangabe desselben von E. Smith mit 23 mm vollkommen übereinstimmt. In der Hemisphärenlänge ist die des Balkens¹ bei vorliegendem Kopf 2,2mal, bei dem von Jakob—Onelli abgebildeten 2,0mal enthalten. Bei dem erwachsenen *Lemur varius* von Hochstetter beträgt der Quotient ebenfalls 2,0, während er bei *Lemur mongoz neonatus* 2,8 beträgt. Bei den erwachsenen Tieren hat also der Balken die halbe Hemisphärenlänge. Das Corpus callosum ist bei *Daubentonia* erheblich massiger als bei *Lemur*; insbesondere ist das Splenium, wie schon E. Smith hervorhob, sehr umfangreich. Das Splenium überlagert das Tectum mesencephali bis fast zur Hälfte des letzteren. Es bleibt aber zwischen beiden ein so weiter Abstand (Abb. 1), daß die ziemlich große Epiphyse völlig frei in den Kleinhirn-Balkenwinkel hineinragen kann. Der Recessus pinealis ist bei *Daubentonia* sehr deutlich; ein Recessus suprapinealis kann nicht mehr nachgewiesen werden. Die Abb. 37 bei E. Smith (1. c. S. 361) zeigt zwar noch den Recessus pinealis, doch ist das Corpus pineale abgerissen. Die Abbildung bei

¹ Die Messungen sind an den Photographien vorgenommen worden und sollen nur eine ungefähre Vorstellung der Längenverhältnisse vermitteln, da die Gehirne wegen der verschiedenen Fixierungsmethode und des verschiedenen Alters der Objekte in geringem, aber in ungleichem Maße geschrumpft sind. Insbesondere ist die Messung bei dem neonaten *Lemur mongoz* ungenau. Die Hemisphärenlänge wurde vom frontalsten Punkt, der dicht über der Fossa ethmoidea (*Lemur*) oder etwas höher darüber (*Daubentonia*) gefunden wird, in gradlinigem Abstand zum occipitalsten Punkt gemessen. In ähnlicher Weise wurde die Balkenlänge vom Genu zum Splenium festgestellt.

Jakob—Onelli zeigt sowohl den weiten Abstand zwischen dem Tectum mesencephali und dem Splenium corporis callosi, als auch die gut ausgebildete Zirbel. Bei *Lemur varius* findet Hochstetter noch einen geringen Recessus suprapinealis und daneben ein kleines Corpus pineale (Abb. 8). Der Kleinhirn-Balkenwinkel ist bei *Daubentonia* ungefähr ähnlich weit wie bei *Lemur varius*, bei welchem das Splenium des Corpus callosum ebenfalls die orale Hälfte des Tectum mesencephali überlagert. Bei dem neonaten *Lemur mongoz* reicht das Splenium nur bis zum Vorderrand des Tectum, während bei einem Fetus von *Lemur catta* das Splenium nicht ganz die Höhe des Hinterandes der Massa intermedia erreicht, also noch in erheblichem Abstände vom Tectum mesencephali bleibt. Auch wenn wir bedenken, daß jedes längere Zeit fixierte Gehirn Schrumpfungsercheinungen aufweist und daß sich diese in verschiedenen Hirnteilen auf Grund der Gewebeverschiedenheit anders auswirken werden, so kann die vorgeführte Reihe verschieden erontogenetischer Stadien an verschiedenen Arten der Gattung *Lemur* dennoch ungefähr zeigen, wie und in welchen Altersabständen das Corpus callosum über das Tectum vordringt und damit den Kleinhirn-Balkenwinkel allmählich einengt. Über *Homo* vgl. Hochstetter (1943). Das Corpus callosum zeigt bei dem vorliegenden Stück, ähnlich wie bei dem von Jakob—Onelli abgebildeten, ein schlankes Genu und ein stark nach occipital und basial umgeschlagenes Rostrum, wie das auch bei *Lemur* der Fall ist. Die schmalste Stelle des Corpus callosum findet sich bei *Daubentonia* etwa in dessen halber Länge über der, wie bei den meisten Halbaffen und Affen sehr umfangreichen Massa intermedia. Bei dem von Jakob—Onelli abgebildeten Hirn ist diese Stelle weniger scharf betont, wie an dem vorliegenden, bei dem die Dorsalfläche des Balkens leicht konkav ist, so daß das Genu schwach hervorspringt. Erst das Splenium ist etwas auf das Tectum herabgekrümmt (Abb. 1). Von diesem Befund weicht die Schilderung und Abbildung des Medianschnittes des Balkens von *Daubentonia* durch E. Smith (l. c. S. 360 und Fig. 37) und Jakob—Onelli etwas ab. Dieser meint, der vordere Teil, also das Genu, sei wie bei einem Bumerang nach unten gebogen. So wird es auch bei E. Smith und Jakob—Onelli abgebildet. An unserem Präparat erkennt man, daß bei *Daubentonia* das Corpus callosum im Medianschnitt dem anderer Halbaffen sehr ähnlich ist, nur etwas mächtiger erscheint. E. Smith hat völlig recht, wenn er, gestützt auf seinen Befund, meint, daß diese Verhältnisse denen bei anderen

Halbaffen unähnlich seien. Dieses vermutete abweichende Verhalten sucht er zu erklären: „This ... may possibly be due to a retraction of the anterior regions of the hemisphere, when the latter lost the more pointed form which it must have had in the immediate ancestors of *Chiromys* (= *Daubentonina*). For the peculiar blunt anterior pole of the hemisphere cannot be primitive, and when this process took place it probably influenced the form of the corpus callosum on the mesial surface ...“ (E. Smith, 1902, S. 360). Zum Verständnis dieses Gedankens muß hinzugefügt werden, daß E. Smith mehrfach Argumente findet, die seine Meinung stützen können, daß *Daubentonina* nicht ein primitiver Halbaffe sei, dessen Gehirn carnivorenähnliche Züge bewahrt hat, wie verschiedentlich von älteren Autoren angenommen wurde, sondern ein hochspezialisierter Primat sei, der „has undergone most pronounced retrogressive changes“ (E. Smith, l. c. S. 360). Diese Auffassung können wir nicht teilen. Zunächst besteht kein Grund, in der Rundung der Stirnpole ein Rückbildungsmerkmal zu erblicken. Soweit man heute überblicken kann, dürfte *Daubentonina* ein sehr früh entstandener, auf primitive Lemurenartige zurückgehender Sonderstamm sein; vgl. dazu Fiedler (1956), Hofer (1956) und Remane (1956).

Das Tectum mesencephali zeigt im Medianschnitt nicht die Pyramidenform wie bei manchen Simiae, sondern ist eine Platte, deren occipitales Ende erheblich höher gestellt ist, als das nasale. Dadurch ist der Aquaeductus nach hinten zu trichterartig erweitert; vgl. auch die Abbildungen bei E. Smith und Jakob—Onelli. Sehr ähnlich verhält sich auch *Lemur varius*: „Der okzipitale Teil der Vierhügelplatte ist im Bereiche der Körpermitte ziemlich stark schädeldachwärts aufgebogen und beherbergt eine ganz enge, spitzwinkelige, kleinhirnwärts durch einen Teil des Velum medullare anterius begrenzte Ausladung des Mittelhirnhohlraumes“ (Hochstetter, 1942, S. 83; vgl. Abb. 1, 8). Das Präparat von *Lemur mongoz* neon. ließ das Tectum mesencephali nicht genügend übersichtlich erkennen, so daß für diese Art keine Angaben gemacht werden können, jedoch zeigt der Fetus von *Lemur catta* wieder eine ganz extreme Erhebung des occipitalen Randes des Tectum. Ähnliches findet sich nach Hochstetter (l. c. S. 85) auch bei *Loris gracilis*. Diese Stellung des Tectum ist vielleicht als primitives Merkmal aufzufassen, da es sehr häufig auch bei Insectivoren und anderen, sicher primitiven Formen gefunden wird; bei den Simiae konnte es bisher nicht gefunden werden.

Die Mittelhirnbeuge ist bei *Daubentonia* etwas stärker ausgeprägt als bei *Lemur varius*, bei dem das Tegmentum viel schwächer nach basal abfällt als bei jener (Abb. 1). Die Fossa interpeduncularis ist bei beiden Formen im Medianschnitt ungefähr rechteckig, jedoch bei *Daubentonia* kürzer und tiefer. Die Geräumigkeit der Fossa interpeduncularis bei *Lemur* erklärt Hochstetter durch den vorderen, wulstartig hervortretenden Rand des gut ausgebildeten Pons.

Schrifttum

- Biegert, J.: Das Kiefergelenk der Primaten. Morph. Jahrb. **97** (1956). — Biegert, J.: Der Formwandel des Primatenschädels... etc. Morph. Jahrb. **98** (1957) 77—199. — Chudzinski: Sur les plis cérébraux d'un Aye-Aye etc. Bull. Soc. Anthropol. Paris, T. VII. (zit. nach Zuckerkandl). — Diepen, R.: Über Lage- und Formveränderungen des Hypothalamus und des Infundibulum in Phylogenese und Ontogenese. D. Zt. Nervenheilkde. **159** (1948) 340—358. — Edinger, T.: Die fossilen Gehirne. Erg. Anat. **28** (1929) (vollständiges Literaturverzeichnis bis 1929). — Edinger, T.: Evolution of the horse brain. Mem. Geol. Soc. Amer. **25** (1948). — Edinger, T.: Paleoneurology versus Comparative Brain Anatomy. Confinia Neurol. **9** (1949), 5—24. — Edinger, T.: Die Palaeoneurologie am Beginn einer neuen Phase. Experientia **6** (1950), 250—258. — Edinger, T.: Objets et Resultats de la Paléoneurologie. Ann. Paleont. Tom. XLII (1956), 97—116. — Fiedler, W.: Übersicht über das System der Primates. Primatologia, I. Hrsg. H. Hofer, A. H. Schultz und D. Starck, S. Karger, Basel 1956, 1—266. — Fischer, E.: Zur Kenntnis des Primordialkraniums der Affen. Anat. Anz. **20** (1902), 410—417. — Fischer, E.: Zur Entwicklungsgeschichte des Affenschädels. Z. Morph. Anthropol. **5** (1903), 383—414. — Frick, H.: Die Entwicklung und Morphologie des Chondrokranium von Myotis Kaup. Stuttgart 1954. — Haller-Hallerstein, V. Graf v.: Äußere Gliederung des Zentralnervensystems. Hdb. vgl. Anat. 2., 1. Hälfte. Hrsg. L. Bolz, Göppert, Kallius, Lubosch (1934), 1—318. — Hill, W. C. Osman: Primates, Bd. 1 und 2. Edinburgh, Univ. Press. — Hochstetter, F.: Über die harte Hirnhaut und ihre Fortsätze bei den Säugetieren. Akad. Wien, Denkschr. Math. Nat. Kl. **106** (1942), 1—114. — Hochstetter, F.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der kraniozerebralen Topographie des Menschen. Akad. Wien, Denkschr. Math. Nat. Kl. **106**, S. 1—85. (Sehr reiche Literaturangaben). — Hofer, H.: Über Gehirn und Schädel von *Megaladapis edwardsi* G. Grandidier etc. Z. wiss. Zool. **157** (1953), 220—284. — Hofer, H.: Die Entwicklung der Falx cerebri der Affen. Morph. Jb. **85** (1954), 275—334. — Hofer, H.: Die cranio-cerebrale Topographie bei den Affen und ihre Bedeutung für die menschliche Schädelform. Homo **5** (1954), 52—72. — Hofer, H.: Beobachtungen am Hirnrelief der Außenfläche des Schädels, am Endokranium und der Hirnform des südamerikanischen Nachtaffen (*Aotes*, Ceboidea). Ber. Oberhess. Ges. Natur- u. Hlkde., N. F. Naturw. Abt. Bd. **27** (1954); Festschr. W. J. Schmidt. S. 90—110. — Hofer, H.: Beobachtungen an der Großhirn-

sichel des Halbaffen *Daubentonia madagascariensis* E. Geoffroy. Anat. Anz. **101** (1955), 247—253. — Hofer, H.: Das Furchenbild der Hirnrinde von *Daubentonia madagascariensis* etc. Zool. Anz. **156** (1955), 177—194. — Hofer, H.: Die medianen Krümmungen des Säugerschädels und seine Typologie. Erg. Anat. (im Druck). — Jakob, Ch., und Cl. Onelli: 1911. Vom Tierhirn zum Menschenhirn. München. — Kälén, J.: Zum Problem der menschlichen Stammesgeschichte. Experientia **2** (1946), 1—16. — Kälén, J.: Zur Morphogenese des Primatenschädels. Homo 1956. — Klatt, B.: Studien zum Domestikationsproblem, Untersuchungen am Hirn. Bibl. gen. **2** (1921). — Klatt, B.: Vergleichende Untersuchungen an Caniden und Procyoniden. Zool. Jb. (Allg. Zool.) **45** (1928), 217—292. — Klatt, B.: Die theoretische Biologie und die Problematik der Schädelform. Biol. gen. **19** (1949). (Darstellung des Gesamtproblems, wichtiges Literaturverzeichnis). S. 51—89. — Klatt, B.: Das Säugetiergroßhirn als zoologisches Problem. Zool. Anz. **153** (1954), 1—15. — Kummer, B.: Untersuchungen über die Entstehung der Schädelbasisform bei Mensch und Primaten. Verh. Anat. Ges. 50. Verh. Marburg 1952. S. 122—126. — Leche, W.: Über Beziehungen zwischen Gehirn und Schädel bei den Affen. Zool. Jb. Suppl. **15** (1912) (Literatur!). S. 1—104. — Kummer, B.: Untersuchungen über die ontogenetische Entwicklung des menschlichen Schädelbasiswinkels. Z. Morph. Anthropol. **43** (1952), 336—360. — Oudemans: Beiträge zur Kenntnis des *Chiromys madagascariensis*. Kon. Akad. Wet. Amsterdam 1888. — Remane, Remane A.: *Chiromys madagascariensis*. Kon. Akad. Wet. Amsterdam 1888. — Palaeontologie und Evolution der Primaten. In: Primatologia Bd. 1. Herausgegeben von H. Hofer, A. H. Schultz und D. Starek, Karger, Basel 1956. S. 267—378. — Schneider, R.: Zur Entwicklung des Chondrocraniums der Gattung *Bradypus*. Morph. Jb. **95** (1955), 209—301. — Schultz, A. H.: The size of the orbit and of the eye in primates. Amer. J. phys. Anthropol. **26** (1940), 398—408. — Schultz, A. H.: The relative size of the cranial capacity in primates. Amer. J. Phys. Anthropol. **28** (1941), 273—287. — Schultz, A. H.: Ontogenetic specializations of man. Arch. Jul. Klaus Stiftg. **24** (1949), 197—216. — Schultz, A. H.: The position of the occipital condyles and of the face relative to the skull base in primates. Amer. J. Phys. Anthropol. n. s. **13** (1955), 97—210. — Simon, E.: Vordere und mittlere Schädelgrube bei Laboratoriums- und Haussäugetieren. 3 Mitteilungen. Acta anat. **22**, **23**, **26** (1954/56). — Smith-Agreda, V.: Über die Verteilung der Impressiones gyrorum etc. Dt. Zt. Nervenheilkde. **173** (1954), 37—68. — Smith, E.: On the Morphology of the Brain in the Mammalia ... Lemurs recent and extinct. Trans. Linn. Soc. London 2nd ser. Zool. 8. part 10. — Spatz, H., und G. J. Stroescu: Zur Anatomie und Pathologie der äußeren Liquorräume des Gehirnes. Nervenarzt **7** (1934). — Spatz, H., R. Diepen, und V. Gaupp: Zur Anatomie des Infundibulum und des Tuberculum cinereum beim Kaninchen. Dt. Zt. Nervenheilkde. **159** (1948), 229 bis 268. — Spatz, H.: Über Gegensätzlichkeit und Verknüpfung bei der Entwicklung von Zwischenhirn und „Basaler Rinde“. Allg. Zt. Psychiatr. **125** (Kleist-Festschr.) (1949), 167—177. — Spatz, H.: Menschwerdung und Gehirnentwicklung. Nachr. Gießener Hochschulg. **20** (1950), 32—55. — Spatz, H.: Die Evolution des Menschenhirnes und ihre Bedeutung für die

Sonderstellung des Menschen. Ibid, **24** (1955), 52—74. — Starek, D.: Form und Formbildung der Schädelbasis bei Chiropteren. Verh. Anat. Ges. 50. Versammlung Marburg (1952) 114—121. — Starek, D.: Morphologische Untersuchungen am Kopf der Prosimier etc. Zt. wiss. Zool. **157** (1953) Literatur! S. 169—219. — Stephan, H.: Vergleichend anatomische Untersuchungen an Insektivorgehirnen I. und II. Morph. Jb. **97** (1956). (Reiches Literaturverzeichnis). — Thenius, E.: Das Problem der Kleinformen und die Palaeontologie. Mitt. Antrop. Ges. Wien **83** (1954), 98—101. — Wirz, K.: Zur quantitativen Bestimmung der Rangordnung bei Säugetieren. Acta anat. **9** (1950), 134—196. — Zuckerkandl, E.: Zur Anatomie von *Chiromy* anat. **9** (1950), 134—196. — Zuckerkandl, E.: Zur Anatomie *madagascarensis*. Denksch. Akad. Wiss. Wien, Math. Nat. Wiss. kl. **68** (1899), 1—112.

Prof. Dr. H. Hofer

Gießen

Max-Planck-Institut für Hirnforschung

Zur Kenntnis der Wuchsform von Wolf und Schakal im Vergleich zum Hund¹

Von

H. Oboussier

Mit 11 Abbildungen und 5 Tabellen

(Eingegangen am 18. Oktober 1957)

Die Untersuchungen über die Wuchsform extremer Rassetypen des Hundes (Klatt-Oboussier) und die Analyse der Merkmale bei Kreuzungstieren (Klatt, Oboussier) lassen es seit langem wünschenswert erscheinen, auch die wilde Stammform unserer Hunde einer entsprechenden Bearbeitung zu unterziehen. Als Stammform kommt hier dafür in erster Linie die Wolfsgruppe in Frage, und wenn auch der Schakal in vieler Hinsicht (vgl. Klatt, 1927) auszuschalten ist, so soll er hier doch für die vergleichende Betrachtung mit herangezogen werden. Da bei Tieren, die längere Zeit in Gefangenschaft gehalten wurden, wie bei solchen, die dort aufgewachsen oder gar geboren sind, sich bereits modifikatorische Einflüsse bemerkbar machen können (Klatt, 1932; Oboussier, 1940), müssen solche Untersuchungen an frisch erlegten Wildtieren durchgeführt werden, und hierin liegt die große Schwierigkeit der Materialbeschaffung².

Durch Entgegenkommen des Leiters der Jagd- und Forstverwaltung Kroatien, Herrn Ing. Drago Andrašić, und die Hilfe von Herrn Dr. Otto Rohr sowie Herrn Ing. Zvonko Car (Institut za Šumarska i Lovna istraživanja, Leiter: Direktor Ing. Supek) war es mir möglich, mehrfach an Wolfsjagden im Gebiet von Šaš, Dubica und Petrinja teilzunehmen. Trotz sorgfältigster Vorberei-

¹ Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

² Der Hamburgischen Wissenschaftlichen Stiftung, der Joachim-Jungius-Gesellschaft wie der Hochschulabteilung der Schulbehörde Hamburg bin ich für Unterstützung der Untersuchungen zu Dank verpflichtet.

tung war ich zweimal vergeblich zur Wolfsjagd in Kroatien. Das erste Mal (Februar 1956) mußte die Jagd wegen einsetzenden starken Schneefalls und zu großer Kälte abgebrochen werden, das zweite Mal, wenige Wochen später, war das scheue Wolfsrudel auf schlammigem Grund rascher beweglich als die Jäger und Treiber. Beim dritten Mal schließlich war uns Erfolg beschieden. Bei diesen Walddreibjagden wurden drei Wölfe erlegt, die von mir sofort trotz Kälte im Freien präpariert werden konnten. In Dalmatien war es mir möglich, durch Vermittlung von Herrn Ing. Petar Matković, zwei Goldschakale zu untersuchen. Zwei weitere Goldschakale konnten durch Vermittlung von Herrn Prof. Dr. Curt Koßwig in Anatolien erlegt und von mir präpariert werden¹.

Wenn auch das nunmehr zur Verfügung stehende Material trotz aller Bemühungen außerordentlich gering ist, so lassen sich doch durch genaue Analysen und Abwägung der möglichen Veränderungen durch Größe, Alter, Geschlecht und Gefangenschaft wie durch Heranziehung weiterer Tiere aus Zoologischen Gärten bzw. von Hunden Aussagen machen, die für die Beurteilung des Wuchsformproblems von Interesse sind.

Zunächst noch einige Bemerkungen zu den einzelnen Wildtieren:

1. Wolf- ♂ Wriedel wurde am 22. 7. 52 in Wriedel, Kreis Ülzen – Lüneburger Heide – erlegt (vgl. Mohr, Kleinschmidt). Das Tier, etwa 6 bis 7 Jahre alt, muskelstark und groß, zeigte keinerlei Fettansatz, Magen-Darmtrakt leer. Die Präparation erfolgte 40 h p. m. in Hamburg.

2. Wolf- ♂ II Kotar wurde am 13. 1. 57 bei einer Treibjagd im Waldgebiet Kotar bei Petrinja, Kreis Sisak, Kroatien erlegt. Das Tier, wohl älter als das Erstgenannte, etwa 8 bis 9 Jahre alt, muskelstark, hatte am Körper wie in der Leibeshöhle 1000 g Fett, Magen und Darmtrakt leer. Die Präparation erfolgte 4 h p. m.

3. Wolf- ♀ Kotar gehörte dem gleichen Rudel an und wurde gleichzeitig mit ♂ II erlegt. Das Tier war noch nicht voll erwachsen (Epiphysen an Extremitäten und Wirbeln frei), also etwa $\frac{3}{4}$ Jahr alt, sehr fett (1310 g), Magen-Darmtrakt leer. Die Präparation erfolgte 6 h p. m.

4. Wolf- ♂ I Šaš wurde am 11. 1. 57 im Waldgebiet nördlich Šaš, Kreis Dubica, Kroatien bei einer Treibjagd erlegt. Das Tier ist etwas älter als das ♀ Kotar (Epiphysen der Extremitäten im Verstreichen), der Fettansatz geringer (250 g meist Eingeweidefett in der Leibeshöhle). Im Magen 750 g Rehhaare fest zusammengeballt, Darmtrakt fast leer. Die Präparation erfolgte 2 h p. m.

¹ Den genannten Herren wie auch den Leitern der Jagdreviere — Herrn Ing. Polanski-Dubica; Herrn Košutić-Šaš; Herrn Miocinović-Petrinja; den zahlreichen Mitarbeitern, Schützen wie Treibern — sei für ihre Hilfe auch an dieser Stelle gedankt.

5. und 6. Goldschakal-♂ I und II, erlegt am 16. 9. 55 in Gepse, Türkei, wurden 12 h p. m. von mir in Istanbul-Baltaliman präpariert. Beide Tiere sind noch im Zahnwechsel, etwa 6 Monate alt. Fettansatz gering (80 bzw. 150 g).

7. Goldschakal-♀ I Split, getötet am 3. 4. 56 durch Chloroform. Das Tier wurde im Oktober 1955 auf Korčula, Dalmatien, gefangen und lebte seitdem im Zoologischen Garten Split. Etwa 1 Jahr alt, vollgesund, muskelkräftig, nicht fett (20 g), sofort nach dem Tode präpariert.

8. Goldschakal-♀ am 8. 4. 56 nach Hetzjagd mit dalmatinischen Bracken („Treiber von Istrien“) in der Macchie bei Trpanj (Halbinsel Pelješac, Dalmatien) durch Kopfschuß erlegt. 2 bis 3 Jahre alt, eben beginnende Trächtigkeit, 270 g Fett, Mageninhalt 150 g Fischreste, Darmtrakt leer, Präparation 4 h p. m. in Vručica, wo ein Bauernhaus mir als Stützpunkt diente.

Ein alter Schäferhund-♂ und ein 1½ Jahre altes Wolf-♀ aus dem Zoologischen Garten wurden von mir in Hamburg untersucht. Beide Tiere waren stark abgemagert. Der Wolf war durch Kopfschuß getötet (24. 1. 52), der Schäferhund starb an den Folgen einer Geschwulstbildung an der Leber (7. 3. 57). In der Brust und Bauchhöhle fand sich etwa 1000 g wässrige Flüssigkeit.

Ein weiteres Wolf-♂, 2 Jahre alt, 2. Generation im Zoologischen Garten geboren, wurde vollgesund getötet und sofort nach dem Tode präpariert.

Diese Tiere werden hier zum Vergleich mit herangezogen. Ebenso ein 5 Jahre altes Bernhardiner-♀, das vollgesund am 12. 4. 57 getötet wurde. Das sehr große Tier hatte 13 350 g Fett. Die Präparation der genannten Vergleichstiere erfolgte 2 bis 12 h p. m.

Die Präparationen führte ich, wie in den früheren Untersuchungen, alle selbst durch, um weitestgehende Übereinstimmung in der Methodik zu gewährleisten (vgl. Klatt, Klatt-Oboussier). Soweit die Untersuchungen unterwegs erfolgten, waren Waagen und Konservierungsmittel mitgeführt und wurden die frischen Rohskelette zur weiteren Bearbeitung nach Hamburg mitgenommen. Unvermeidlich ist der „Verlust“ bei der Präparation, d. h., der nicht zu wägende Anteil an Blut, der sich nach Abschuß (besonders z. B. bei Herzschuß [Kotar-♀]) in den Körperhöhlen sammelt sowie beim Ausbluten und Verdunsten während der Präparation besonders unmittelbar nach dem Tode (Wolf-♂ Z. G.). Dieser Anteil macht meist etwa 2,5 bis 3% des Körpergewichtes aus; selten mehr (Wolf-♀ Kotar 6,4%; Wolf-♂ Z. G. 5,8%). Die Höhe wird errechnet durch Addition der Teile im Vergleich zum Gesamtkörpergewicht. Die Hypophysen und Rachendachhypophysenregionen wurden in Stieve fixiert, Schilddrüsen, Nebennieren und Hirne in Formol. Zur Ermittlung der verschiedenen Gewebsanteile wurden die Hypophysen über Methylbenzoat und Benzol in Paraffin eingebettet und in Schnittserien à 10 µ zerlegt. Die Rekonstruktion erfolgte nach der früher angegebenen Methode (s. Oboussier 1948) bei 30facher Vergrößerung. Der unterschiedliche Grad der Durchblutung des Vorderlappens wurde durch Errechnung des prozentualen Gefäßanteils bei 50facher Vergrößerung ermittelt und in Abzug gebracht. Das Frischgewicht wurde durch Zuschlag von 50% zum Rekonstruktionswert als Ausgleich der Schrumpfung errechnet.

Tabelle I

Quantitative Zusammensetzung des Körpers

	Körper- gewicht (netto)	Fell	Eingeweide			„Rest“ Muskel, Skelett und Zentralnerven- system	Verlust
	g	g	Brusthöhle (Herz)	Bauch- höhle	zus.	g	g
Wolf-♂ Wriedel	39 400	4000 = 10,2 %	1300 (375)	3000	4 300 = 10,9 %	30 100 = 76,4 %	1000
Wolf-♂ II Kotar	41 000	5850 = 14,3 %	1175 (320)	3410	4 585 = 11,2 %	29 615 = 72,2 %	950
Wolf-♂ I Šaš	30 000	3400 = 11,3 %	1190 (275)	2800	3 990 = 13,3 %	21 850 = 72,8 %	750
Wolf-♀ j. Kotar	27 200	2850 = 10,5 %	1000 (250)	2300	3 300 = 12,1 %	19 275 = 70,9 %	1750
Wolf-♂ Z. G. 164	26 750	3000 = 11,2 %	880 (240)	2700	3 580 = 13,4 %	18 625 = 69,8 %	1550
Wolf-♀ Z. G.	19 000	2200 = 11,6 %	800 (—)	1500	2 300 = 12,1 %	14 430 = 75,9 %	280
Bernhardiner-♀ 165	68 650	8000 = 11,7 %	2250 (—)	9200	11 450 = 16,7 %	46 550 = 67,8 %	2650
Schäferhund-♂ 163	21 000	3300 = 10,6 %	1335 (175)	2675	4 010 = 19,1 %	13 725 = 65,4 %	1300
Schakal-♀ Trpanj	8 050	925 = 11,5 %	250 (60)	870	1 120 = 13,9 %	5 800 = 72,0 %	210
Schakal-♀ Split	7 300	920 = 12,6 %	260 (55)	730	990 = 13,6 %	5 260 = 72,0 %	145
Schakal-♂ I j. Türkei	6 450	800 = 12,4 %	310 (58)	710	1 020 = 15,8 %	4 530 = 70,2 %	60
Schakal-♂ II j. Türkei	6 530	850 = 13,0 %	300 (59)	730	1 030 = 15,8 %	4 475 = 68,5 %	100

Die grobe quantitative Zusammensetzung des Körpers

Wolf-♂ Wriedel und Wolf-♂ Kotar sind danach als von gleicher Körpergröße anzusehen. Das absolut wie relativ zum Körpergewicht schwerste Fell besitzt das Wolf-♂ Kotar. Verständlich aus der Tatsache, daß es sich einmal um ein Winterfell im Gegensatz zum leichteren Sommerfell beim Wolf Wriedel handelt und ferner die starke Entwicklung des Coriums besonders in der Halsregion bei alten Rüden hier voll zur Geltung kommt. Die Eingeweidewerte sind etwa gleichbleibend, bei den kleineren, jüngeren Individuen etwas höher als bei den größeren, älteren.

2 große Wölfe	(♂♂) im Durchschnitt	11,0%
2 kleinere Wölfe	(♂♀) im Durchschnitt	12,7%
2 große Schakale	(♀♀) im Durchschnitt	13,9%
2 junge Schakale	(♂♂) im Durchschnitt	15,8%.

Die Schwankungen im Anteil des „Restes“, d. h. des gesamten Skelett-Muskelapparates einschließlich des Zentralnervensystems, erklären sich aus den Schwankungen der genannten Anteile, da sie ja lediglich die Differenz zum Bezugswert (Körpernettogewicht) darstellen. Der auffallend niedrige Prozentanteil beim ♀ Kotar wird sofort ausgeglichen, wenn man die starke Ausblutung („Verlust“ bei der Präparation durch Nichterfassen des nach dem Abschluß in Brust- und Bauchhöhle sich sammelnden Blutes 1750 g = 6,4%) berücksichtigt: Angenommen 20 275 g „Rest“ und nur 750 g „Verlust“ ergibt einen Prozentanteil von 24,86%, d. h. die volle Angleichung an die übrigen Tiere.

Ebenso würde bei dem Wolf-♀ Z. G. der Prozentanteil auf 73,6% sinken, wenn man einen „Verlust“ von 710 g (anstatt 280 = 1,4%) annehmen würde. Das Wolf-♂ Z. G. weist bei einem hohen Verlust von 1550 g = 5,8% einen Prozentanteil von 69,8% auf.

Aufschlußreicher für die Beurteilung der Wuchsform ist die Verteilung der Körpermasse auf die verschiedenen Körperabschnitte (Tab. 2). Die auf den vorderen Körperabschnitt entfallende Masse beträgt bei den 3 Wolf-♂♂ im Durchschnitt 61,9%, beim Wolf-♀ 59,3%. Vergleicht man die absoluten Werte, so zeigt sich, daß der Kopf des jugendlichen Weibchens auffallend klein ist (nur 6,1% des Gesamtkörpers im Vergleich zu 8,4% bei den 3 ♂♂). Ob hier vielleicht ein Geschlechtsunterschied vorliegt

Tabelle 2
Verteilung der Körpermasse auf die einzelnen Abschnitte

	„Rest“ g	Vorderabschnitt = V				Hinterabschnitt = H				V : H		
		Kopf g	%	Hals und Brust		2 VE g	%	Lenden und Kreuz- beinregion (Schwanz)			2 HE g	%
				g	%			g	%			
Wolf-♂ Wriedel	30 100	2600	8,6	10 910	36,2	5340	17,7	5566 (164)	18,5	5520	18,3	62,5 : 37,4
Wolf-♂ Kotar	29 615	2465	8,3	10 400	35,1	5500	18,5	6150 (150)	20,8	5100	17,2	62,0 : 38,0
Wolf-♂ Šaš	21 850	1850	8,4	7 050	32,3	4450	20,3	3950 (85)	18,1	4540	20,7	61,1 : 38,9
Wolf-♀ j. Kotar	19 275	1175	6,1	6 550	34,0	3700	19,2	4150 (60)	21,5	3700	19,2	59,3 : 40,7
Wolf-♂ Z. G. 164	18 625	1825	9,8	6 120	32,8	3680	19,7	3420 (103)	19,2	3580	18,4	62,3 : 37,7
Wolf-♀ Z. G.	14 430	1780	12,2	4 320	29,9	2980	20,7	3450 (78)	17,0	2900	20,1	62,9 : 37,1
Bernhardiner-♀ 165	46 550	3050	6,5	19 200	41,2	7800	16,7	8700 (445)	18,7	7800	16,7	64,5 : 35,5
Schäferhund-♂ 163	13 725	1300	9,4	4 505	32,8	2670	19,5	2580 (125)	18,8	2670	19,5	61,7 : 38,3
Schakal-♀ Trpanj	5 800	535	9,2	1 915	33,0	1050	18,1	1220 (38)	21,0	1080	18,7	60,3 : 39,7
Schakal-♀ Split	5 260	495	9,4	1 565	29,8	1000	19,0	1100 (40)	20,9	1100	20,9	58,2 : 41,8
Schakal-♂ I j. Türkei	4 530	410	9,2	1 410	31,0	840	18,5	970 (31)	21,4	900	19,8	58,7 : 41,3
Schakal-♂ II j. Türkei	4 475	420	9,4	1 379	30,8	836	18,7	940 (29)	21,0	900	20,1	58,8 : 41,2

VE = Vorderextremität HE = Hinterextremität

oder ein Charakteristikum der Altersstufe, kann nicht entschieden werden. Die letztere Annahme steht nicht im Widerspruch zu der allgemeinen Tatsache, daß während der Entwicklung der Kopf positiv allometrisch wächst, es könnte hier gerade der Zeitpunkt erfaßt sein, wo der Rumpf „nachholt“. Daß späterhin wieder ein Ausgleich erfolgen dürfte, zeigt der Vergleich der absoluten Werte vom Wolf-♂ I Šaš, der ebenfalls noch nicht voll erwachsen, aber doch älter als das ♀ ist, mit denen der beiden alten Exemplare. Die Möglichkeit eines Geschlechtsunterschiedes muß ungeklärt bleiben, das ♀ Z. G. hat den fast doppelt so hohen Prozentanteil auf Grund des sehr geringen Körpergewichtes durch starke Abmagerung: Auch das ♂ Z. G. liegt mit 9,8% über den Werten der Tiere aus freier Wildbahn. Die Werte der Z. G.-Wölfe sind hier daher nicht zu berücksichtigen. Für die wesentlich kleineren Schakale sind die Werte einheitlicher. Der Anteil des vorderen Körperabschnittes beträgt bei 3 Tieren unter 1 Jahr im Durchschnitt 58,6%, bei dem alten ♀ hingegen 60,3%, ein Unterschied, der auf die relativ stärkere Entwicklung der Brustregion zurückzuführen ist, wie ein Vergleich der Werte mit denen des fast einjährigen Weibchens aus dem Zoo Split zeigt (Brustregion 33% im Vergleich zu 29,8%).

Vergleichen wir die Werte der Schakale mit denen der Wölfe, so sind diese etwas mehr zugunsten des hinteren Körperabschnittes verschoben:

4 Wölfe im Durchschnitt V:H = 61,2:38,8,

4 Schakale im Durchschnitt V:H = 59,0:41,0.

Handelt es sich bei diesem Unterschied nur um einen Größeneinfluß auf das Gesamterscheinungsbild oder um einen echten Wuchsformunterschied? In früheren Untersuchungen zu dieser Frage haben wir gezeigt (Klatt-Oboussier S. 229), daß bei steigender Körpergröße bei beiden extremen Wuchsformtypen — Bulldogge wie Windhund — besonders der Prozentanteil des Kopfes geringer wird und damit auch der auf die vordere Körperhälfte entfallende Anteil kleiner ist. Hier jedoch liegt gerade das gegenteilige Verhalten vor, d. h., Wolf und Schakal zeigen unabhängig von der Größe deutlich verschiedene Wuchsformen. Hierfür spricht auch die Tatsache, daß die beiden großen Wolf-♂♂ (Körpergewicht etwa 40 000 g) im Durchschnitt 62,3:37,7 den gleichen

Proportionswert aufweisen wie das vollgesunde kleine ♂ aus dem Z. G. (Körpergewicht etwa 19 000 g); V:H = 62,4:37,8.

Die Werte für die Schakale entsprechen fast denen des Windhundertyps: 2 Whippets mit einem Kadavergewicht von durchschnittlich 6712 g zeigen die Proportion V:H = 58,5:41,5, während die Wölfe weit mehr einem Durchschnittstyp entsprechen, wenn man sie, besonders die voll erwachsenen 3 ♂♂, mit großen Vertretern der verschiedenen Wuchstypen vergleicht. Leider stehen mir keine Tiere mit gleichem Kadavergewicht zur Verfügung, doch ziehen wir folgende Werte heran:

Greyhound-♂	(Kadavergewicht 16 490 g) V:H = 57,5:42,5
Boxer-♀	(Kadavergewicht 15 660 g) V:H = 61,0:39,0
Bulldogge-♂	(Kadavergewicht 10 170 g) V:H = 64,3:35,7
Schäferhund-♂	(Kadavergewicht 13 725 g) V:H = 61,7:38,3
Bernhardiner-♀	(Kadavergewicht 46 550 g) V:H = 64,5:35,5.

Der Vorderabschnitt des Schäferhundes dürfte einen etwas zu hohen Wert aufweisen infolge der Abmagerung, von der die Muskeln des Kopfes zuletzt betroffen sind. Bei dem sehr viel größeren Bernhardiner-♀ handelt es sich um einen dem Boxer ähnlichen, mehr eurysoenen Typ, bei dem jedoch die Betonung des Kopfes nicht so stark ist wie bei dem Bulldoggtyp. Berücksichtigen wir alle diese Einflüsse, so kann man doch feststellen, daß die Wölfe dem Durchschnittstyp, den etwa auch die Schäferhunde verkörpern, entsprechen, während die Schakale sich mehr dem Windhundertypus anschließen.

Bezüglich des Verhaltens der Einzelkomponenten der Körpermasse ist nicht viel zu bemerken. Die Prozentanteile des Kopfes am Kadavergewicht (= „Rest“) betragen für die extremen Wuchsformen beim Hund folgende Werte:

Größenstufe	Windhundertyp	Bulldoggtyp
Körpergewicht ca. 68 kg	—	6,5%
Körpergewicht ca. 22 kg	6,0%	8,7%
Körpergewicht ca. 10 kg	7,2%	13,6%
Körpergewicht ca. 4 kg	10,0%	13,0%

Die Schakale dürften mithin mit 9,3% einen etwas zu plumpen Kopf für den Windhundtyp besitzen. Der Wolfskopf hingegen ist mit 8,4% (die 3 ♂♂) weit schwerer als bei entsprechenden Windhunden und nur um wenig leichter als beim eurysonen Typ.

Der Schwanz — beim Schakal 0,76% des Kadavergewichtes, beim Wolf-♀ 0,31%, Wolf-♂ I Šaš 0,39%, Wolf-♂ II Kotar 0,50%, Wolf-♂ Wriedel 0,54% — zeigt entsprechendes Verhalten. Er ist beim Windhundtyp entsprechend der stärkeren Betonung des Hinterendes stärker entwickelt als beim eurysonen Typ, doch fehlen mir hier exakte Vergleichsdaten, da die Boxer kupiert werden. Der Wert für das Bernhardiner-♀ beträgt 0,65%, der für den Schäferhund 0,91%. Der letztgenannte Wert dürfte zweifellos zu hoch liegen, da für die Körpergröße das Gewicht infolge der Abnahme vor dem Tode zu gering ist. Daß beim Schäferhund der Schwanz aber stärker entwickelt ist als beim Wolf, ist bekannt und wird ja auch bei der Unterschiedsdiagnose Wolf/Schäferhund mit herangezogen. Bei den Längenvergleichen am Skelett kommt dies noch deutlicher zum Ausdruck (vgl. unten S. 81).

Der Anteil der Extremitäten ist beim Windhundtyp etwas höher als 40% des Kadavergewichtes, beim eurysonen Typ etwas geringer, wobei die Variationsbreiten sich jedoch fast berühren. Bei den Schakalen ist der Anteil im Durchschnitt 38,4%, bei den zwei großen Wölfen 35,8%, bei den jüngeren im Durchschnitt 39,7%. Als wesentlicher für die Beurteilung des Typs erweist sich jedoch das Verhalten der Vorderextremität im Vergleich zur Hinterextremität. Erstere überwiegt beim eurysonen Typ, letztere beim leptosomen. Bei den mir hier vorliegenden Tieren ist nur beim Wolf-♂ II Kotar ein deutliches Überwiegen der Vorderextremität zu bemerken im Gegensatz zu dem Verhalten bei dem sonst weitgehend übereinstimmenden Wolf-♂ Wriedel. Angedeutet ist das Übergewicht der Vorderextremität ferner bei den beiden Wölfen aus dem Zoologischen Garten (♀ um 0,6%; ♂ um 0,5%), sonst zeigt sich entweder Gleichheit (Wolf-♀ Kotar, Schäferhund-♂, Bernhardiner-♀) oder leichtes (Wolf-♂ Šaš um 0,4%, Wolf-♂ Wriedel um 0,6%) bis stärkeres (4 Schakale im Durchschnitt um 1,3%) Überwiegen der Hinterextremität. Also auch hierin ein deutlicher Windhundcharakter bei den Schakalen.

Als Repräsentanten der Einzelmuskeln seien hier nur die Kaumuskeln kurz erörtert.

	Temporalis g	Masseter g	Zus. g	Digastricus g
Wolf-♂ Wriedel	270	120	390	45
Wolf-♂ II Kotar	245	138	383	40
Wolf-♂ I Šaš	152	69	221	30
Wolf-♀ Kotar	125	55	180	30
Wolf-♂ Zoo	170	85	255	23
Wolf-♀ Zoo	139	79	218	27
Schäferhund-♂	75	40	115	16
Bernhardiner-♀	275	125	400	60
Schakal-♀ Trpanj	31	19	50	6
Schakal-♀ Split	29,5	19	48,5	7
Schakal-♂ I	23	12	35	5,3
Schakal-♂ II	22	13	35	5,5

Vergleichen wir die beiden alten Wölfe mit den jüngeren, so sehen wir, daß die Schließmuskeln (Temporalis + Masseter) bei diesen etwa 75% stärker sind als bei den noch jugendlichen Tieren, der Antagonist jedoch nur um 41% stärker ist. Die schwache Entwicklung bei dem 1¼ Jahre alten ♀ und dem 2 Jahre alten ♂ kann sowohl auf die Haltung im Zoologischen Garten wie auf einen Geschlechtsunterschied zurückgeführt werden. Eine Entscheidung ist an Hand des vorliegenden Materials nicht möglich, doch spricht ein Vergleich mit dem ♂ I Šaš eher für letzteren. Stellen wir die Schließmuskeln dem Öffner gegenüber, so machen erstere bei den alten Wölfen 90% aus, bei den beiden jüngeren 87%. Auch bei den Schakalen finden wir eine Verschiebung zugunsten der Schließmuskeln mit zunehmendem Alter: Temporalis + Masseter bei den älteren Schakal-♀♀ 88,3%, bei den beiden jüngeren Männchen 86,4%. Die relativ stärkere Ausbildung der Schließmuskeln bei den Wölfen steht in Einklang mit der mehr räuberischen Lebensweise. Auffallend ist die stärkere Temporalis-entwicklung bei ♂ Wriedel im Vergleich zu ♂ Kotar, die durch die geringere Masseterentwicklung ausgeglichen wird, so daß der Gesamtwert etwa gleich ist. Bei dem Schäferhund-♂ gleicht das Verhältnis mit 87% dem der jugendlichen Wölfe, bei dem Bernhardiner-♀ sind Temporalis und Masseter relativ etwas geringer und betragen nur 86,5%.

Verhalten des Skeletts

Das Verhalten des Skelettgewichtes gibt uns vielleicht noch am besten Auskunft über die Fragen des Wuchstyps, da hier Schwankungen durch wechselnde Faktoren wie Ernährung, Jahreszeit usw. kaum vorkommen dürften, es sei denn, daß diese wie bei Gefangenschaftshaltung während der Entwicklung einen dauernden Einfluß ausüben. Da es präparatorisch unmöglich ist, das frische Skelett gewichtsmäßig zu analysieren, wurden lediglich Humerus und Femur sauber präpariert und gewogen. Nach der Mazeration, die für diese Knochen gemeinsam mit dem übrigen Skelett vorgenommen wurde, und Trocknung wurden beide Knochen erneut gewogen und aus der Differenz ein Koeffizient (siehe Tab. 3) für die durchschnittliche Abnahme errechnet. Durch Multiplikation der Trockenskelettgewichte mit diesem Koeffizienten wurde das Skelettfrischgewicht errechnet. Daß damit nur Annäherungswerte ermittelt werden können, da die Differenz Frisch-/Trockengewicht bei einzelnen Knochen variieren dürfte (vgl. Klatt 1921), ist selbstverständlich, aber die Fehlerquelle ist für alle untersuchten Skelette die gleiche und kann daher beim Vergleich vernachlässigt werden.

Der Anteil des Skeletts am Gesamtkörpergewicht (netto, d. h. ohne Fett und ohne Magen-Darminhalt) beträgt bei den von mir untersuchten Wölfen im Durchschnitt 10,8% (8,93 bis 12,26%)¹, bei dem Weibchen aus dem Zoo sogar 13,77% (Muskulatur unterentwickelt durch die Gefangenschaftshaltung). Bei den beiden Schakalweibchen ist der Skelettanteil im Durchschnitt 11,4%, bei den jugendlichen Männchen ist der Prozentanteil wesentlich höher: 12,6%, wobei das ♀ Trpanj als Wildtier mit 10,7% den gleichen Wert wie die Wölfe erreicht. Klatt (1955b, S. 219) gibt für Wölfe etwa 10,2%, für Grauschakale etwa 9% an. Ob hier bei dem Goldschakal der leptosome Typ, der sich durch ein höheres Skelettgewicht auszeichnet, sich auswirkt (vgl. Klatt-Oboussier S. 232), vermag ich auf Grund des geringen Materials ausgewachsener Goldschakale nicht zu sagen. Bei den von Klatt untersuchten

¹ Wert so hoch, da das Tier im Gegensatz zu den anderen Wölfen im Sommerfell! Erhöht man das Körpergewicht um 1850 g (Differenz ♂ Wriedel und ♂ Kotar bezüglich Fellgewicht) auf 41 250 g, so sinkt der Anteil des Skelettfrischgewichtes auf 11,7% (der Durchschnitt auf 10,6). Diese Werte stimmen auch überein mit den von Klatt-Vorsteher (S. 84) ermittelten Werten, die sich auf 3 lappländische Wölfe beziehen.

Tabelle 3
Skelettgewichte

	Körpergewicht netto ∞	Koeffizient *	Gesamtskelett ∞	Prozent des Gesamtskelett in Körpergewichtes	Schädel		Vorderrumpf		2 VE einschl. Scapula		Hinterumpf und Becken		2 HE		V : H
					g	% †	g	% †	g	% †	g	% †	g	% †	
<i>Wolf-♂ Rodewald</i> .	—		2648	—	444	16,8	605	22,8	666	25,2	353	13,3	580	21,9	64,7:35,3
Wolf-♂ Wriedel . .	39 400	1,68	4833	12,3	967	20,0	1052	21,8	1162	24,1	603	12,5	1048	21,7	65,8:34,2
Wolf-♂ Kotar	41 000	1,40	4117	10,0	815	19,8	867	21,1	991	24,1	542	13,2	901	21,9	64,9:35,1
Wolf-♂ Šaš	30 000	1,58	3547	11,8	694	19,6	678	19,1	910	25,7	422	11,9	844	23,8	64,3:35,7
Wolf-♀ j. Kotar . .	27 200	1,34	2429	8,9	426	17,5	493	20,3	600	24,7	313	12,9	597	24,6	62,5:37,5
Wolf-♂ Z. G.	26 750	1,56	3202	12,0	673	21,0	695	21,7	742	23,2	429	13,4	660	20,6	65,9:34,1
Wolf-♀ Z. G.	19 000	1,27	2618	13,8	575	22,0	541	20,7	622	23,8	326	12,5	554	21,2	66,4:33,6
Bernhardiner-♀ . .	68 650	1,80	6570	9,6	986	15,0	1467	22,3	1656	25,2	1053	16,0	1406	21,4	62,4:37,6
Schäferhund-♂ . . .	21 000	1,48	3509	16,7	605	17,2	769	21,9	822	23,4	532	15,2	778	22,2	62,5:37,5
Schakal-♀ Trpanj .	8 050	1,60	863	10,7	172	19,9	205	23,8	194	22,5	110	12,8	182	21,1	66,2:33,8
Schakal-♀ Split . .	7 300	1,61	865	11,8	166	19,2	190	22,0	194	22,4	119	13,7	196	22,6	63,6:36,4
Schakal-♂ I j. Türkei	6 450	1,97	819	12,7	128	15,6	177	21,6	204	24,9	102	12,5	208	25,4	62,1:37,9
Schakal-♂ II j. Türkei	6 530	1,99	827	12,7	129	15,6	181	21,9	206	24,9	101	12,2	210	25,4	62,4:37,6

* s. Text; † in % des Skelettgewichtes; für Wolf-♂ Rodewald nur Trockenskelettgewichte.

Grauschakalen liegt der Prozentanteil des Skeletts niedriger, es könnte sich auch um ein artlich verschiedenes Verhalten des Skelettgewichts handeln (Klatt 1955b, S. 220). Nur weiteres Material vermag diese Fragen zu klären.

Für Haushunde gibt Klatt-Vorsteher (S. 14 u. 31—34) drei hier zum Vergleich anzuziehende Größenstufen an:

	Körper- gewicht g	Wirbel- säulenlänge cm	Skelettgewicht frisch	
			g	%
Gruppe I ♂♂ (Doggen und Bernhardiner).	46 800,0	88,3	4800,0	11,2
Gruppe II ♂♂ (Schäferhunde)	23 292,0	68,7	2386,0	10,2
Gruppe IV (Terrier)	9 057,6	45,9	700,0	7,7

Vergleiche ich die Werte der Wildtiere mit diesen Daten, so findet sich eine gute Übereinstimmung der Werte der Wölfe mit denen der Haushunde, besonders wenn man berücksichtigt, daß bezüglich der Körpergröße die Wölfe den Schäferhunden überlegen sind. Bei den Schakalen liegt der Wert für den Skelettanteil am Körpergewicht höher als bei den Terriern. Auf diesen Unterschied beim Vergleich von Haushunden und Wildcaniden machte Klatt (1955, S. 220) schon aufmerksam. Bei dem von mir untersuchten Schäferhund-♂ ist mit 16,6% der Skelettanteil wesentlich zu hoch, was als Folge der starken Abmagerung zu erklären ist. Das von mir untersuchte Bernhardiner-♀ entspricht mit nur 9,57% nicht dem von Klatt-Vorsteher für die Gruppe I ermittelten Wert, sondern ist geringer.

Die Unterschiede in der prozentualen Beteiligung des Schädels am Gesamtskelett sind gering. Für die Relativwerte werden hier auch die Werte für den Wolf-♂ Rodewald, von dem mir nur das Skelett zur Verfügung stand (vgl. S. 90) herangezogen. Bei den jugendlichen Tieren ist der Anteil des Schädels geringer als bei den ausgewachsenen Individuen:

2 alte Wölfe	19,9% (20,02—19,79)	(Wolf-♂ Rodewald nur 16,7% da fast zahnlos!)
2 juv. Wölfe	18,5% (19,56—17,55)	
2 Schakal-♀♀	19,5% (19,93—19,23)	
2 juv. Schakal-♂♂	15,6% (15,63—15,60)	

Der auffallend kleine Kopf des Wolf-♀ (s. o. S. 69) ist auch hier am Schädelgewicht zu erkennen. Auffallend hoch ist das relative Schädelgewicht bei dem Wolf-♀ Z. G. mit 21,96% und dem Wolf-♂ Z. G. mit 21,01%, dadurch dort auch Verschiebung der übrigen Prozentanteile (siehe weiter unten „Unterentwicklung“ des Extremitätenskeletts). Ob dies eine Auswirkung der Gefangenschaftshaltung ist, ist nicht mit Sicherheit festzustellen.

Vergleicht man die Werte des relativen Schädelgewichtes mit denen des Anteils des Gesamtkopfes am Kadavergewicht, so muß man schließen, daß die Differenz zwischen Wolf und Schakal dort im wesentlichen auf die relativ stärkere Entwicklung der Muskulatur bei den Wölfen beruht, wie sich auch beim Vergleich der Kaumuskulatur ergab.

Die Verteilung der Skelettmasse auf die verschiedenen Körperregionen ist wie folgt:

5 Wölfe	im Durchschnitt V:H = 64,5:35,5
2 Schakal-♀	im Durchschnitt V:H = 64,9:35,1
2 Schakal-♂ juv.	im Durchschnitt V:H = 62,3:37,7

Der Windhundtypus mit dem stärkeren Überwiegen des hinteren Körperabschnitts kommt am Skelett nicht so zum Ausdruck wie am Kadaver (vgl. Klatt-Oboussier).

Der Anteil der Extremitätenskelettgewichte am Gesamtskelettgewicht ist bei den jüngeren Tieren höher als bei den alten, und zwar deutlicher für die Hinterextremität als für die Vorderextremität.

	2 VE %	2 HE %	4 E %	Differenz 2 VE/2 HE
Wolf-♂ Wriedel	24,05	21,69	45,74	2,36
Wolf-♂ II Kotar	24,07	21,87	45,94	2,20
Wolf-♂ Rodewald	25,15	21,90 ¹⁾	46,05	3,25 ¹⁾
Wolf-♂ I Šaš	25,65	23,79	49,44	1,86
Wolf-♀ Kotar	24,73	24,56	49,29	0,17
Wolf-♂ Zoo	23,17	20,61	43,78	2,56
Wolf-♀ Zoo	23,75	21,17	44,92	1,58

¹⁾ HE die Zehen amputiert durch Unfall! (Falle? vgl. S. 92). Dadurch bedingt der zu niedrige Wert und die hohe Differenz?

Auch für die Schakale trifft das zu:

	2 VE %	2 HE %	4 E %	Differenz 2 VE/2 HE
Schakal-♀ Trpanj	22,47	21,09	43,56	0,38
Schakal-♀ Split	22,42	22,65	45,07	— 0,23
Schakal juv. ♂ I	24,90	25,39	43,56	— 0,49
Schakal juv. ♂ II	24,90	25,39	43,56	— 0,49

Ein leichtes Überwiegen des Hinterextremitätenskeletts ist nur bei 3 Schakalen — den 2 jungen ♂♂ und dem einjährigen ♀ — festzustellen. Bei den jüngeren Wölfen ist die Differenz geringer als bei den alten. Die Abnahme des relativen Anteils des Extremitätenskeletts bei kleineren Formen des gleichen Typs, die früher beobachtet werden konnten (Klatt-Vorsteher, Klatt-Oboussier S. 233, Klatt, 1955a), ist hier nicht nachweisbar, doch liegen die Werte im Variationsbereich der von Klatt-Vorsteher für Hunde angegebenen. Wie weit die Differenz hier als Einfluß des verschiedenen Wuchstyps zu deuten ist — Überwiegen der Hinterextremität beim Windhundtyp —, ist an dem geringen Material ausgewachsener Tiere nicht zu sagen, zumal festgestellt wurde, daß auch bei hochgezüchteten Windhunden das Überwiegen des Hinterextremitätenskeletts nicht stets zum Ausdruck kommt (vgl. Klatt-Oboussier, S. 233).

Auch für die Rumpfskelettregionen ist die Differenz V:H bei den jüngeren Tieren geringer als bei den alten.

	Rumpf V	Rumpf H	Differenz V/H
Wolf-♂ Wriedel	21,76	12,48	9,28
Wolf-♂ II Kotar	21,09	13,18	7,91
Wolf-♂ Rodewald	22,84	13,33	9,51
Wolf-♂ I Šaš	19,11	11,89	7,22
Wolf-♀ Kotar	20,24	12,92	7,32
Wolf-♂ Zoo	21,70	13,39	8,31
Wolf-♀ Zoo	20,66	12,46	8,20
Schakal-♀ Trpanj	23,76	12,75	11,01
Schakal-♀ Split	21,96	13,74	8,22
Schakal-♂ I	21,62	12,46	9,16
Schakal-♂ II	21,89	12,22	9,67

Soweit man auf Grund dieses geringen Materials sagen kann, dürfte demnach im Alter die gesamte vordere Körperregion in allen Teilen sich stärker entwickeln als die hintere.

Messungen an den Skeletten wurden nur zur Feststellung der wichtigsten Längen gemacht, da diese Werte weit exakter sind als eine eventuelle Messung der Stärke bestimmter Knochen. Alle Messungen wurden am trockenen Skelett gemacht (Methode s. Klatt, 1955a). Schwierigkeiten bereitet die genaue Messung der Wirbelsäule vom Wolf-♂ Wriedel, da der 1. Brustwirbel sowie der letzte Halswirbel zerschossen sind. Beim Wolf-♂ II Kotar sind diese Wirbel 2 bzw. 2,5 cm lang. Diese Werte sind nunmehr für den Wolf-♂ Wriedel angenommen worden. Damit sind sicherlich keine zu hohen Werte eingesetzt, denn ein Vergleich der einzelnen Wirbel beider Tiere zeigt, daß die Längen der übrigen Halswirbel von ♂ Kotar eher etwas geringer sind als die von ♂ Wriedel, diese aber für keinen Wirbel überschreiten. Die Brustwirbel des ♂ Kotar sind deutlich kürzer als die von ♂ Wriedel, und zwar beträgt die Differenz bei den vorderen Wirbeln etwa 1 mm je Wirbel, bei den letzten mehr (z. B. B 11 = 2,25:2,10; B 12 = 2,35:2,18; B 13 = 2,5:2,35 gemessen ohne Gelenkflächen). Auch die Lendenwirbel sind beim ♂ Kotar etwas kürzer als beim ♂ Wriedel, so daß eine Ergänzung mit den oben genannten Werten gerechtfertigt ist. Durch diese genaue Vergleichsmöglichkeit erhöht sich der früher von mir schätzungsweise angegebene Wert für die gesamte Wirbelsäulenlänge (vom Zahnfortsatz des Epostropheus bis einschließlich Sacrum) auf mindestens 87 cm (früher 85,5).

Die auf Grund des Verhaltens der Körpermasse als gleich groß anzuschenden beiden Wölfe Wriedel und Kotar zeigen bei der genaueren Analyse des Skeletts auffällige Unterschiede. Hier seien zunächst nur die Längenmaße einander gegenübergestellt. Die Basilarlängen betragen 23,0 bzw. 21,0 cm. Bezogen auf die Wirbelsäulenlänge sind das 26,4% bzw. 24,7%. Die Verkürzung der Schädelbasis ist also 2% stärker als die der Wirbelsäule (vgl. weiter unten Abschnitt Schädelform). Wie schon erwähnt, zeichnete sich das ♂ Kotar durch eine sehr kräftige Entwicklung des Halsabschnittes — besonders auch beim Fell — aus, so ist auch die Halswirbelsäule mindestens ebenso stark, wenn nicht sogar stärker als die vom Wolf Wriedel, während die Wirbel der Brustregion deutlich kürzer sind als bei diesen (Brustwirbelsäule 31 cm im Vergleich zu 33 cm). Auch die Lendenregion ist kürzer (24,5:25 cm), während die Kreuzbeinlänge ventral gemessen zwar fast gleich ist, das Kreuzbein selbst aber ebenso wie die Processi transversi der Lendenwirbel viel schwächer ist. Vergleiche ich die

Tabelle 4
Längenwerte des Skeletts

	Wirbelsäule ohne Schwanz	Wirbelsäule				Vorderextremität			Hinterextremität			Basilarlänge	
		Hals	Brust	Lende	Kreuzbein	Schwanz	Humerus	Radius	Metacarp.	Femur	Tibia		Metatarsus
Wolf-♂ Wriedel.....	87,0	24,0	33,0	25,0	5,0	46,8	22,9	22,2	9,2	24,2	24,2	10,0	23,0
Wolf-♂ Kotar	85,0	25,0	31,0	24,0	5,0	42,5	22,1	21,2	8,9	23,4	23,5	10,0	21,0
Wolf-♂ Rodewald	79,6	23,0	31,0	21,5	4,1	43,5	21,2	21,2	8,5	22,6	23,1	9,5	22,3
Wolf-♂ Šaš	76,5	22,0	28,0	21,5	5,0	41,2	21,1	21,0	8,7	22,8	22,9	9,8	21,0
Wolf-♀ Kotar	76,5	22,0	28,0	22,0	4,5	37,5	19,6	19,6	8,3	21,7	21,9	9,4	19,5
Wolf-♂ Z. G.	75,0	21,0	26,0	24,0	4,0	38,8	19,9	20,1	7,7	20,9	21,5	8,4	20,1
Wolf-♀ Z. G.	77,5	22,0	29,0	22,0	4,5	41,8	19,1	19,3	7,9	20,7	21,1	8,6	20,2*
Bernhardiner-♀	83,5	23,0	32,0	24,0	4,5	52,5	22,4	22,7	9,3	25,6	25,0	10,6	20,7
Schäferhund-♂	76,5	22,0	28,0	22,0	4,5	48,3	20,9	20,9	8,1	23,1	23,1	9,2	20,4
Schakal-♀ Trpanj	51,8	15,0	19,0	15,0	2,8	22,5	12,7	11,8	5,3	14,0	14,0	5,8	13,2*
Schakal-♀ Split	51,3	15,8	18,0	14,5	3,0	20,6	12,7	11,9	5,6	13,9	14,2	6,2	12,6
Schakal-♂ I j. Türkei	48,0	14,0	17,2	13,9	2,9	20,5	11,9	10,6	5,5	13,4	13,5	6,1	13,1
Schakal-♂ II j. Türkei	47,5	13,8	16,8	13,9	2,9	22,7	11,9	10,6	5,6	13,4	13,4	6,2	13,1

* Basis zerschossen; Wert nicht sicher.

Proportionen der beiden Körperabschnitte, so sind diese für die „gleich großen“ Exemplare fast gleich:

$$\text{Wolf-}\sigma \text{ Wriedel } V:H = 65,51:34,49$$

$$\text{Wolf-}\sigma \text{ Kotar } V:H = 65,88:34,12.$$

Der Wolf Kotar hat eine etwas schwächere Ausprägung der Hinterhälfte. Für den kleineren alten Wolf σ Rodewald sind die Werte mehr zugunsten der Vorderhälfte verschoben $V:H = 67,8:31,2\%$.

Auffallend ist die unterschiedliche Länge der Schwanzwirbel. Obwohl die letzten 3 bis 4 Wirbel vom σ Kotar bei der Maceration verloren gingen, erreicht hier die Schwanzlänge höchstens 42,5 bis 43 cm, die vom Wolf Wriedel beträgt jedoch 46,8! Bezogen auf die Wirbelsäulenlänge (Dens epistrophei — Sacrum einschließlich) sind das 50,0% (Kotar) gegenüber 53,7% (Wriedel) und 54,9% (Rodewald), d. h. 4 bis 5% mehr. Das bedeutet, daß nicht alle Körperabschnitte in gleicher Weise an der Verkürzung teilnehmen. Die Differenz von 8 cm (Basilarlänge + Wirbelsäule + Schwanz) zwischen σ Wriedel und σ Kotar ist am stärksten am Kopf und in der Schwanzregion. Das gleiche Verhalten in den Proportionen zeigt das kleinere Wolf- σ Rodewald im Vergleich zu σ Kotar. In Prozent der Wirbelsäulenlänge betragen die Unterschiede zu σ Kotar:

	Basilar- länge	Hals	Brust	Lende	Kreuz- bein	Schwanz
σ Wriedel ..	+ 1,70 %	— 1,83 %	+ 1,46 %	+ 0,50 %	— 0,14 %	+ 3,79 %
σ Rodewald	+ 3,31 %	— 0,52 %	+ 2,47 %	— 1,22 %	— 0,73 %	+ 4,64 %

Ein ähnliches Verhalten stellte Klatt (1955a) beim Vergleich des leptosomen Windhundtyps mit dem stark eurysoenen Bulldoggtyp fest. Selbstverständlich sind die Gegensätze bei diesen hochgezüchteten Formen viel größer, aber das Verhalten der Einzelabschnitte ist das gleiche: Kaum eine Veränderung im Bereich der Wirbelsäule, aber Verkürzung der Akra des Achsenskeletts, d. h. der Basilarlänge und des Schwanzes.

Die beiden jüngeren Wölfe sind hier nicht herangezogen, da bei ihnen die Epiphysennähte noch nicht verstrichen sind, doch scheinen sie wohl dem gedrunenen Typ anzugehören. Ebenso die beiden Wölfe aus dem Zoo (besonders das σ), die jedoch auch Veränderungen infolge der Gefangenschaftshaltung aufweisen könnten. Die Werte sind jedoch in der Tabelle mit aufgeführt.

Die Schakal-♀♀ stimmten bezüglich der Längenwerte des Achsen-skeletts weitgehend überein, ebenso untereinander die beiden jungen Tiere. Die Basilarlänge beträgt etwa 24,7% der Wirbelsäulenlänge, das Verhältnis des vorderen Rumpfabschnittes zum hinteren liegt bei 65,75:34,25 und entspricht damit auch dem bei den Wölfen beobachteten Wert. Die Schwanzlänge variiert etwas stärker und beträgt im Durchschnitt 41,7% (40,15% bis 43,43%) bei den ♀♀ und 45,2% (42,70 bis 47,78%) bei den jungen Männchen. Um genauere Aussagen zu machen, ist das Material zu gering, zumal nur das ♀ Trpanj als voll ausgewachsen anzusehen ist und das ♀ Split im Zoologischen Garten aufwuchs.

Ein Vergleich der Längenmaße der einzelnen Extremitätenabschnitte zeigt bei den Wölfen gleichfalls einen deutlichen Unterschied zwischen den beiden großen Exemplaren (Einzelwerte s. Tab. 4)¹.

Bezogen auf die Wirbelsäulenlänge beträgt die Länge der Vorderextremität (VE) = Summe der Länge von Humerus, Radius und Metacarpus ohne Berücksichtigung der Carpalia und der Phalangen) 62,40% beim Wolf-♂ Wriedel, 63,94% bei Wolf-♂ Rodewald und 61,41% beim Wolf-♂ Kotar. Die Verteilung auf die einzelnen Abschnitte ist folgende:

	Humerus cm	Radius cm	Metacarpus cm	VE cm
Wolf-♂ Wriedel	22,9	22,2	9,2	54,3
	= 26,32 %	= 25,51 %	= 10,57 %	= 62,40 %
Wolf-♂ Rodewald	21,2	21,2	8,5	50,9
	= 26,63 %	= 26,63 %	= 10,67 %	= 63,94 %
Wolf-♂ Kotar	22,1	21,2	8,9	52,2
	= 26,00 %	= 24,9 %	= 10,47 %	= 61,41 %

Differenz zu ♂ Kotar:

♂ Wriedel	+ 0,32 %	+ 0,57 %	+ 0,10 %	+ 1,01 %
♂ Rodewald	+ 0,63 %	+ 1,69 %	+ 0,20 %	+ 2,53 %

Die Vorderextremität nimmt demnach beim ♂ Kotar etwas stärker ab als die Wirbelsäulenlänge. Eine prozentual stärkere Verkürzung der distalen Extremitätenabschnitte ist nicht fest-

¹ Die Angaben betreffen die größte Länge. In den Fällen, in denen zwischen den beiden Körperseiten Unterschiede (bis zu 3 mm) festgestellt wurden, ist der Durchschnittswert eingesetzt.

stellbar. Im Vergleich zu dem kleineren Wolf-♂ Rodewald sind die Unterschiede, wie aus der Zusammenstellung ersichtlich, noch stärker.

Die Hinterextremität verhält sich entsprechend:

	Femur cm	Tibia cm	Metatarsus cm	HE cm
Wolf-♂ Wriedel	24,2 = 27,81 %	24,2 = 27,81 %	10,0 = 11,49 %	58,4 = 67,12 %
Wolf-♂ Rodewald	22,6 = 28,39 %	23,1 = 29,02 %	9,5 = 11,93 %	55,2 = 69,34 %
Wolf-♂ Kotar	23,4 = 27,52 %	23,5 = 27,64 %	10,0 = 11,76 %	56,9 = 66,94 %

Differenz zu ♂ Kotar:

♂ Wriedel	+ 0,29 %	+ 0,17 %	— 0,27 %	+ 0,18 %
♂ Rodewald	+ 0,87 %	+ 1,38 %	+ 0,17 %	+ 2,40 %

Die Differenz ist gegenüber ♂ Wriedel geringfügiger und liegt fast im Bereich der möglichen Meßfehler, während im Vergleich zu ♂ Rodewald die Unterschiede deutlicher sind. Für die jüngeren Wölfe muß hier auf eine Analyse ebenfalls verzichtet werden, sie scheinen sich jedoch, wie ein Vergleich der Werte zeigt, dem kurzwüchsigeren Typ von ♂ Kotar anzuschließen.

Die entsprechenden Werte für die beiden Schakal-♀♀ sind, bezogen auf die Wirbelsäulenlänge, folgende:

	Humerus cm	Radius cm	Metacarpus cm	VE cm
♀ Trpanj	12,7 = 24,51 %	11,8 = 22,78 %	5,8 = 10,23 %	29,8 = 57,52 %
♀ Split	12,7 = 24,75 %	11,9 = 23,19 %	5,6 = 10,91 %	30,2 = 58,86 %

	Femur cm	Tibia cm	Metatarsus cm	HE cm
♀ Trpanj	14,0 = 27,02 %	14,0 = 27,02 %	5,8 = 10,23 %	33,8 = 65,25 %
♀ Split	13,9 = 27,09 %	14,2 = 27,68 %	6,2 = 12,09 %	34,3 = 72,21 %

Wieweit die Differenz hier auf natürliche Variation der Wildtiere beruht, wieweit der Einfluß der Gefangenschaftshaltung auf die Ausbildung des Skeletts, besonders der Extremitäten, sich bemerkbar macht, muß fraglich bleiben.

Das Schädelbild

Die am Skelett beobachteten Wuchsformgegensätze zwischen den beiden alten Wölfen prägen sich erwartungsgemäß am Schädel am deutlichsten aus. Es seien aus diesem Grunde die Schädel der Wölfe einer genaueren Analyse der Form unterzogen.

Wie Klatt stets betont hat (1913, 1949 zuletzt 1958), ist ein solcher Vergleich nicht durch einfache Messungen der Proportionen durchzuführen, sondern nur durch immer wiederholten Vergleich der Schädel in den verschiedensten Ansichten unter weitgehender Berücksichtigung der Faktoren, die unter Umständen die Form beeinflussen, ohne jedoch die charakteristischen Eigenheiten zu verändern. Von solchen Faktoren sind zu berücksichtigen: die Körpergröße der Tiere, das Alter, die Entwicklung der Kaumuskulatur und der Nackenmuskulatur, die die Cristabildung und die Gestaltung des Occipitale beeinflussen, die Hirngröße und vielleicht auch das Geschlecht, das jedoch meist schon sich über die übrigen Faktoren auswirken dürfte. Neben einem solchen „unmittelbaren“ Vergleich der Schädel werden dann zur Hilfe herangezogen die auf durchsichtigem Papier nach Photos gefertigten Zeichnungen der wesentlichsten Ansichten, wie in den Abbildungen wiedergegeben. Die Zeichnungen werden in natürlicher Größe angefertigt, so daß durch Übereinanderlegen der Skizzen die Unterschiede oder die Übereinstimmungen in der Schädelform gut erkannt werden können.

Stellen wir zunächst die Schädel der beiden gleichgroßen alten Wölfe — Wriedel und Kotar — einander gegenüber, da bei diesen die Wuchsformunterschiede bei der Körperanalyse am deutlichsten waren. Auch bezüglich der Masse der Kaumuskulatur (s. o. S. 74) stimmen beide etwa überein, obwohl der für die Cristagestaltung wichtige Temporalis bei ♂ Wriedel um etwa 14% größer ist. ♂ Wriedel besitzt jedoch auch ein um 7% größeres Gehirn (162 g i. Vgl. zu 152 g), damit eine größere Ansatzfläche am Hirnschädel. Die Unterschiede, die festgestellt werden können, sind aber eher als direkte Eigenformunterschiede anzusehen, die zahlenmäßig am stärksten in der unterschiedlichen Basilarlänge (Wriedel 23,0 cm, Kotar 21,1 cm) bei fast gleicher maximaler Jochbogenbreite (Wriedel 14,5 cm, Kotar 14,7 cm) zum Ausdruck kommen.

In der Profilansicht tritt ein Typenunterschied zwischen beiden Exemplaren deutlich hervor (vgl. Abb. 1a, b). Die Verkürzung des

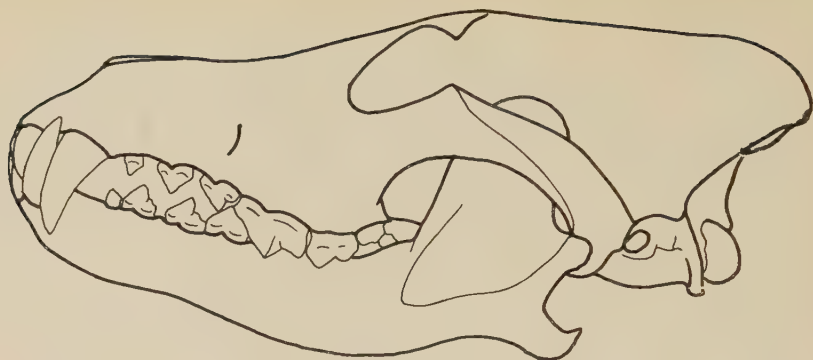


Abb. 1a. Wolf-♂ Wriedel (Lüneburger Heide).



Abb. 1b. Wolf-♂ Kotar (Kroatien/Jugoslawien).

Gesichtsschädels bringt mit sich eine gebogenere Profillinie bei ♂ Kotar. Die Nasalia springen etwas vor, während sie sich bei ♂ Wriedel in den Rand der Apertura pyriformis einfügen. Im Bereich des Hirnschädels hingegen ist der Profilverlauf fast gleich. Durch die Verkürzung ist die Übergangsregion vom Gesichtsschädel zum Hirnschädel massiger entwickelt, die Wurzeln der Zähne, besonders C und P_4 , treten deutlich hervor und „blähen“ die Schädelwandung auf. Das Foramen infraorbitale ist bei ♂ Kotar weiter caudad verlagert und liegt über dem caudalen Rand der hinteren Wurzel von P_3 , bei ♂ Wriedel hingegen auf der Höhe zwischen den beiden Wurzeln von P_3 . Trotz des höheren Hirngewichtes zeigt ♂ Wriedel eine weit stärkere Cristabildung im Bereich der Parietalia und des Occipitale, aber es sind auch die Temporalmuskeln bei ihm stärker. Bei absolut gleicher Höhe der



Abb. 1a

(von hinten)

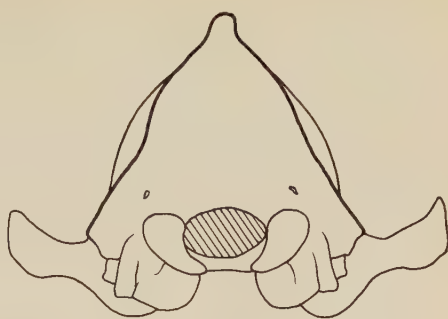


Abb. 1b

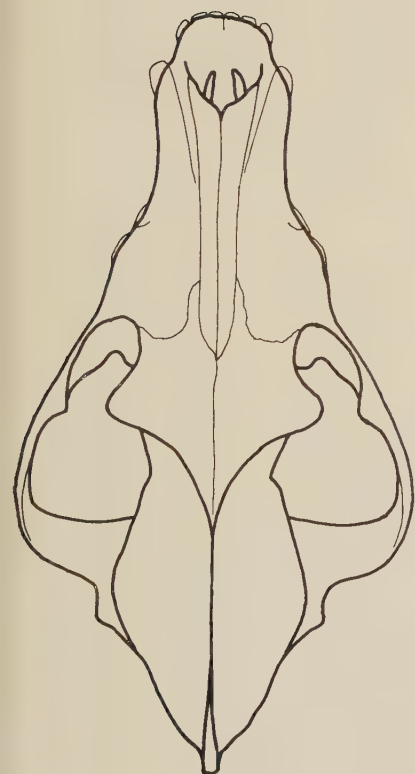


Abb. 1a

(von oben)

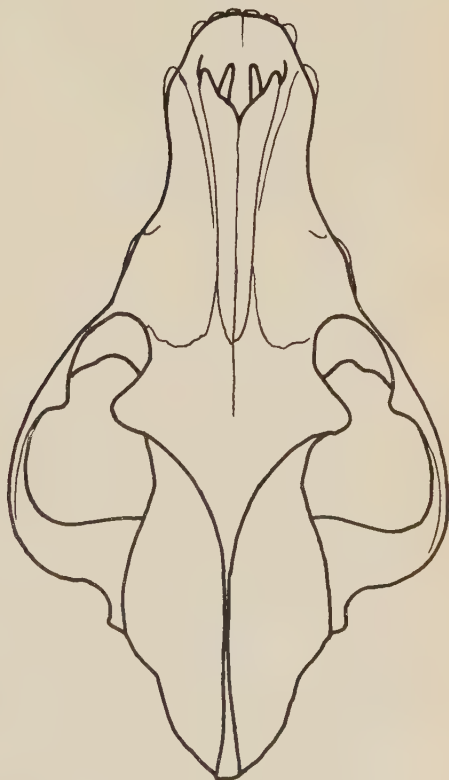


Abb. 1b

Schädel ist der Cristaansatz bei ♂ Wriedel steiler und abgesetzter gegenüber der Hirnschädelwölbung. Dies ist besonders augenfällig in der Ansicht von hinten (vgl. Abb. 1). Hier zeigt sich auch ein weiterer charakteristischer Unterschied. Bei absoluter Gleichheit der Größe des Foramen occipitale sind die Condylen von ♂ Kotar kleiner, wodurch auch in der Profilansicht der Occipitalabschnitt schwächer erscheint.

Auch die Ansicht von oben zeigt deutlich die Verkürzung und Verbreiterung besonders des Gesichtsschädels von ♂ Kotar bei fast gleicher Größe des Hirnschädelabschnitts. Dadurch ergibt sich schon die massiger erscheinende Entwicklung der Stirnregion, obwohl der geringste Abstand der Orbitae bei beiden der gleiche ist. Bei dem gestreckteren und schlankeren Schädel von ♂ Wriedel schieben die Nasalia sich weiter zur Stirn hin vor und überragen mit ihren Spitzen die Höhe der Fronto-/Maxillarnaht. Bei ♂ Kotar hingegen enden die Nasalia auf der Höhe der Verbindungslinie zwischen den Ausbuchtungen dieser Naht. — Der Hirnschädel wirkt bei ♂ Kotar etwas gerundeter, doch wird dieser Eindruck beeinflußt durch die schon erwähnte verschiedene Weise der Crista-ausbildung, die durch den breiteren Ansatz den Hirnschädel mehr einbezieht, während dieser beim ♂ Wriedel abgesetzter und dadurch schlanker erscheint.

Am aufschlußreichsten ist der Vergleich der Schädelbasisansicht, da die Merkmale dort kaum von äußeren Faktoren beeinflußt werden. In dieser Ansicht wird auch am deutlichsten, wie die Verkürzung der Basilarlänge bei ♂ Kotar nicht den Hirnbasisabschnitt erfaßt. Die Entfernung vom Foramen occipitale bis zum Durchtritt des Canalis craniopharyngeus im Basisphenoid ist bei beiden Tieren absolut gleich (= 56 mm); entsprechend liegt auch der hintere Abgang der Jochbögen auf gleicher Höhe. Trotz dieser Maßgleichheit sind jedoch auch in diesem Bereich Formunterschiede deutlich, besonders in der Bullaregion. Die Bullae liegen bei ♂ Kotar näher zusammen und sind etwas kürzer als bei ♂ Wriedel, so daß sie gewölbter erscheinen. Dadurch wird in der Aufsicht das Foramen lacerum und die aborale Öffnung des Canalis caroticus bei ♂ Kotar mehr verdeckt als bei ♂ Wriedel. Auch die Processus jugularis sind — wenn auch nicht so deutlich wie die Condylen — bei ♂ Kotar schwächer entwickelt. Im Bereich vor dem Basisphenoid macht sich die Verkürzung deutlich bemerkbar, denn hier muß ja die

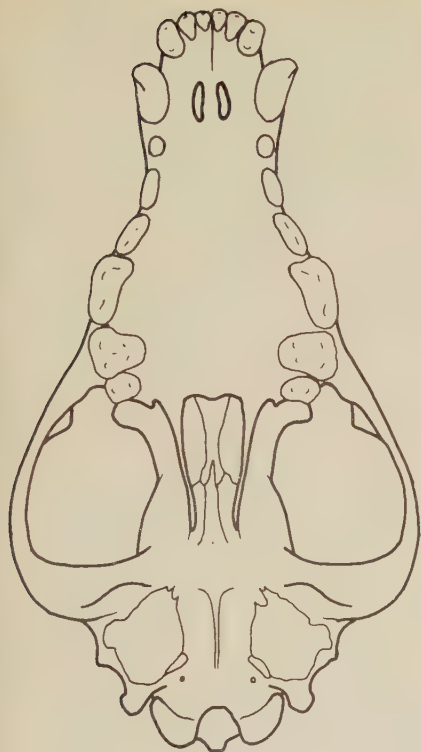


Abb. 1a

(von unten)

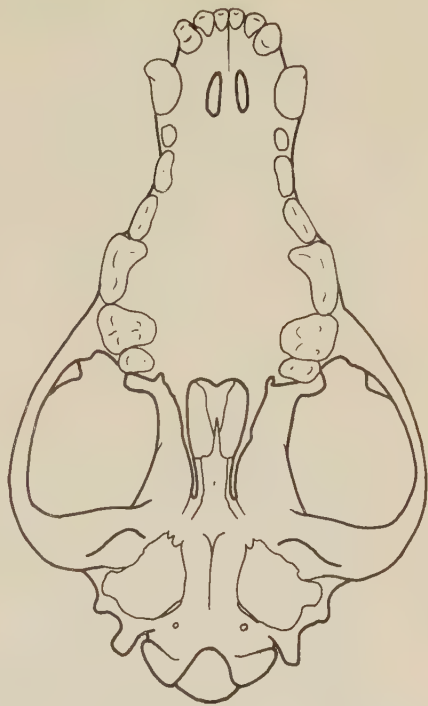


Abb. 1b

Basilarlängendifferenz von 19 mm sich auswirken. Das Palatinum schiebt sich bei ♂ Kotar weiter zurück, und die Choanenöffnung liegt deutlich hinter der Verbindungslinie, die man zwischen den Hinterrändern von M_2 (Molarenlinie) legen kann. Bei dem ♂ Wriedel hingegen ist die Entfernung von der Spitze des Os sphenoidale anterior zum Choanenrand erheblich größer und liegt dieser deutlich vor der genannten Verbindungslinie. Entsprechend der kürzeren Schnauze rücken die absolut gleichgroßen Backzähne beim ♂ Kotar näher zusammen, die Praemolaren deuten dabei eine leichte Schrägstellung an. Die Breite des Gaumens (Entfernung zwischen den Molaren) ist bei beiden dieselbe.

Damit sind die Unterschiede zwischen den Schädeln der an Körpergröße gleichen Wolf-♂♂ grundsätzlich dieselben wie besonders Klatt sie beim Vergleich reinrassiger Windhunde und Bulldoggen

herausarbeitete. Selbstverständlich sind sie nicht so stark ausgeprägt wie bei den hochgezüchteten Formen, doch an charakteristischen Bulldoggmerkmalen fehlen dem ♂ Kotar nur die „Stauchungswellen“ am knöchernen Gaumen, d. h., das Merkmal, das nur bei hochgezüchteten extrem kurzschnäuzigen Vertretern auftritt, während die übrigen Merkmale wie die Ausprägung der Nasalia (Vorspringen der Spitze in die Apertura pyriformis und Hinterrand in Höhe der Fronto-/Maxillarnaht), caudad verschobene Lage des Foramen infraorbitale, Verlagerung der Choanenöffnung zum Os sphenoidale, schwächere Ausbildung der Condylen, stärkere Wölbung der Bulla usw. vorhanden sind. In bezug auf das Schädelbild sind also unter den Wölfen in freier Wildbahn die beiden Wuchsformtypen vorhanden.

Handelt es sich nun aber bei diesen beiden Wolfsschädeln nur um eine vielleicht zufällig herausgegriffene selten auftretende Erscheinung oder sind die beiden Tiere Repräsentanten verschiedener geographischer Formen? Um diese Frage trotz des geringen mir zur Verfügung stehenden Materials zu erörtern – die beiden jüngeren Wölfe (Šaš ♂ und Kotar ♀) konnten wegen ihrer Jugend die Unterschiede noch nicht voll entwickelt haben –, bemühte ich mich, weitere Schädel möglichst alter Wolf-♂ zu erhalten, um sie mit gleicher Methode zu analysieren.

Es standen mir durch Vermittlung von Herrn Prof. Dr. Steinger die Schädel der Wölfe Lichtenmoor und Rodewald (Landesmuseum Hannover), durch Herrn Dr. Müller-Using der Schädel von Unterlüß (Inst. f. Jagdkunde, Hann.-Münden) und durch Herrn Dr. Kleinschmidt (Braunschweig) die Photos des Schädels des Wolfes Knesebeck (Schädel selbst ist im Balg eingebaut im Heimatmuseum Gifhorn) zur Verfügung, das sind alle Schädel der in den letzten Jahren in der Lüneburger Heide erlegten Wölfe. Diese Wölfe wechselten von Osten kommend (vgl. Kleinschmidt, Mohr) bei Wittenberg-Gartow über die Elbe und wurden etwa 100 km westlich vom Übergang erlegt. – Durch die hilfreiche Vermittlung von Herrn Dr. Rohr konnte ich in Zagreb 16 Schädel von Wölfen untersuchen, die in den Revieren Dubica, Lika und Gorski Kotar, d. h. sämtlich in Kroatien, erlegt wurden. Vier davon sind alte Exemplare nach dem Grad der Nahtverschmelzung und der Abkautung der Zähne zu urteilen (Nr. 1 Susak, 2 Lika, 3 Lika, 8) den Lüneburger Rüden vergleichbar. Fünf weitere sind mittelalt

(Hirnschädelnähte verschmolzen, Zähne leicht angekauht; Nr. 4, 5, 6, alle Dubica und 13, 14 Lika), die übrigen sind jünger und wären nur zum Vergleich mit dem ♂ Šaš und ♀ Kotar heranzuziehen.

Schädel der Lüneburger Wölfe¹⁾

	Körpergewicht	Basilarlänge	max. Jochbogen- breite
	g	cm	cm
♂ Wriedel	ca. 40 000	23,0	14,5
♂ Lichtenmoor . . .	ca. 42 000	22,4	15,2
♂ Unterlüß	ca. 54 000	22,6	14,8
♂ Rodewald	ca. 30 000	22,3	14,4
♂ Knesébeck	ca. 41 000	23,0	15,0

Als stärkster Schädel ist wohl der vom Wolf-♂ Lichtenmoor zu bezeichnen, dessen maximale Breite der Jochbögen auf eine sehr starke Kaumuskulatur deutet. Obwohl ♂ Rodewald fast zahnlos war (vgl. Abb. 2) (außer 5 Incisiven und 2 weit abgekauhten Canini sind im Oberkiefer nur rechts $P_4M_1M_2$ vorhanden; im Unterkiefer 4 Incisiven, rechts C und M^1 sind auch bei diesem Wolf die Merk-

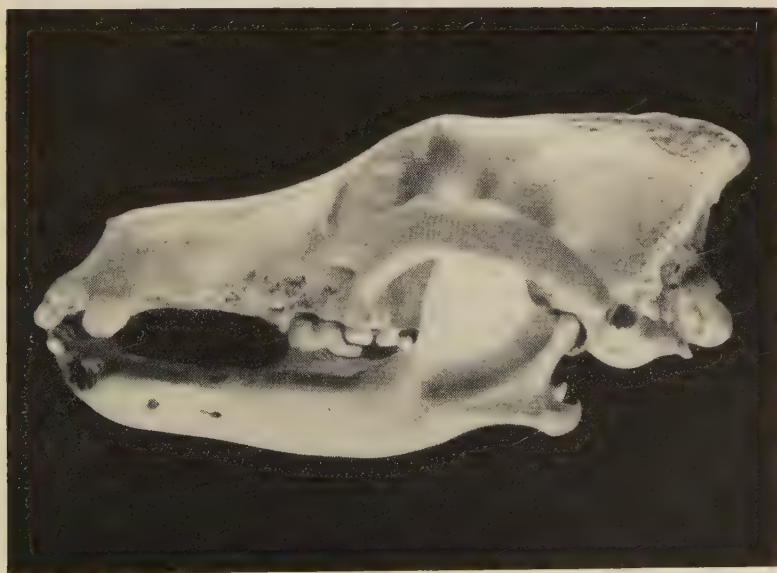


Abb. 2a. Wolf-♂ Rodewald (Lüneburger Heide).

¹⁾ Nähere Angaben über die Tiere vgl. Kleinschmidt.

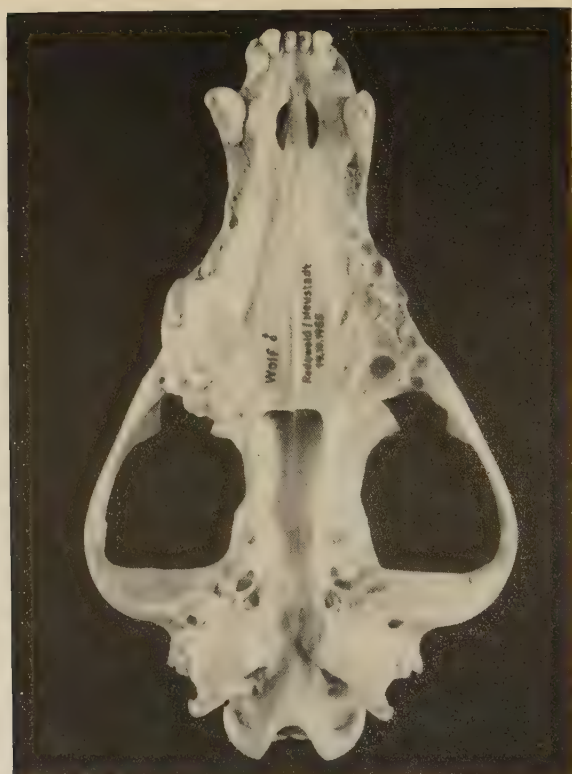


Abb. 2b. Wolf-♂ Rodewald (Lüneburger Heide).

male recht kräftiger Muskulatur vorhanden. Die Amputation der Zehen der rechten Hinterpfote, eine große Exostose nach Bruchverheilung am linken Calcaneus und verheilte mit Exostosen verwachsene Brüche des Sternums deuten darauf hin, daß das Tier wohl in ein Eisen geriet und sich dort, die Zähne ausbeißend, befreien konnte.

Vergleiche ich die Schädel der drei Wölfe sowie die Bilder des Knesebecker Wolfes mit dem ♂ Wriedel, so stimmen diese Lüneburger Wölfe trotz einer gewissen individuellen Variation recht weitgehend überein. Lediglich das ♂ Lichtenmoor ist etwas größer gebaut und zeigt die oben genannten „Windhundcharaktere“ nur in Andeutungen. Bei allen liegt in der Ansicht von unten der Hinterrand des Palatinums deutlich vor der Molarenlinie. Nur beim ♂ Lichtenmoor reicht eine Vorbuchtung weiter zurück und erreicht

diese. Die Schnauzenbreite etwa in Höhe von P_1 ist bei vier Tieren gleich, nur bei ♂ Lichtenmoor etwa 3 mm breiter. In der Profilansicht weisen alle das gestrecktere Profil auf, die Spitzen der Nasalia ragen nicht in die Apertura pyriformis vor, das Foramen infraorbitale liegt über der Mitte von P_3 . Legt man die Durchzeichnungen der Schädelansichten übereinander, so stimmen diese weitgehend überein, nur liegt auch hier der Schädel von ♂ Lichtenmoor etwas außerhalb.

Schädel der kroatischen Wölfe

Herkunft	Basilarlänge cm	max. Jochbogen- breite cm
♂ 1 Susak	22,2	14,7
♂ 2 Lika	ca. 20,5	13,4
♂ 3 Lika	20,5	13,6
♂ 8 ?	21,8	14,0
♂ II Kotar	21,1	14,9
♂ 4 Dubica	20,8	13,5
♂ 5 Dubica	21,6	13,6
♂ 6 Dubica	21,6	13,3
♂ 13 Lika	20,2	13,7
♂ 14 Lika	20,4	13,5
♂ 11 Gorski Kotar	20,2	12,0
♂ 9 Lika	21,5	13,3
♂ 10 Lika	19,4	11,9
♂ 7 Lika	ca. 19,0	13,0
♂ Nr. 138 Zool. Museum Zagreb ¹	21,0	13,5
♂ Nr. 139 Zool. Museum Zagreb ¹	21,1	13,5
♀ 12 Gorski Kotar	20,2	12,0

Die vier Schädel alter ♂ Wölfe aus Kroatien sind, wie die Tabelle zeigt, nicht von so einheitlicher Größe. Während die Basilarlänge der Lüneburger Exemplare nur um 0,8 cm (von 22,2 bis 23,0) variierte und die maximale Jochbogenbreite um 1,1 cm (von 14,3 bis 15,2), sind hier in der Basilarlänge Unterschiede von 20,5 bis 22,2 cm, d. h. um 1,7 cm und in der Jochbogenbreite solche von 1,3 cm (13,4 bis 14,7) zu beobachten. Das Körpergewicht ist nur von ♂ 1 Susak bekannt. Mit 55 kg war es ein für Kroatien selten

¹ Erlegt in der Umgebung Zagrebs. Nähere Daten bezüglich dieser Tiere sind nicht bekannt. Nur von ♂ 1 Susak wurde das Körpergewicht mit 55 kg genau festgestellt. Die Schädel sind zum großen Teil in Privatbesitz und konnten von mir nur in Zagreb untersucht werden.

starkes Stück, die größten in Bosnien erlegten Wölfe hatten nach Angaben von Dr. Rohr 63, 60 und 54 kg Körpergewicht. Vergleiche ich die Schädel mit dem ♂ Kotar, so weist dieser bei größerer Jochbogenbreite als ♂ 1 Susak eine um 1,1 cm kürzere Basis auf. ♂ 8 liegt bezüglich der Basilarlänge zwischen beiden. Die geringere Jochbogenbreite ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß bei diesem Tier die Kaumuskulatur nicht so kräftig entwickelt war. Ein Holzstück verklemmte sich zu Lebzeiten zwischen beide P_4 im Oberkiefer, so daß das Palatinum bzw. Pars palatina d. Maxillare durch Entzündungsprozesse weitgehend resorbiert wurde (vgl. Abb. 3). Beim Abschuß war das Holz angeblich völlig häutig überwachsen. Ein Blick auf das Gebiß zeigt, daß durch diese Behinderung die P_4 kaum benutzt, die I und C jedoch stark abgekaut waren. ♂ 2 und ♂ 3 aus Lika sind mit Basilarlängen von 20,5 cm und



Abb. 3. Wolf-♂ 8 (Kroatien).

einer Jochbogenbreite von nur 13,4 bzw. 13,6 cm deutlich kleiner als die übrigen. Durch diese Größendifferenzen sind die Schädel nicht ohne weiteres vergleichbar. Es ist selbstverständlich, daß, wenn man die Schädel von Kotar und ♂ 1 Susak einander gegenüberstellt, der letztere schlanker erscheint, während er im Vergleich zu ♂ 8 massiger wirkt. Um die Unterschiede zu überbrücken, wurden daher die Schädel der mittelalten Exemplare herangezogen. Die Schädel 4, 5, 6 sind einander außerordentlich ähnlich. ♂ 4 und 5 weisen beide eine abweichende Ausbildung des rechten P_1 auf. Dieser ist bei ♂ 4 völlig verdoppelt, bei ♂ 5 zweiwurzelig. Da diese Wölfe im gleichen Revier (Dubica) erlegt wurden, ist eine nähere Verwandtschaft wohl anzunehmen. ♂ 13 und 14 sind etwa gleich alt und stimmen ebenfalls gut überein bezüglich der Größenmaße.

Bei einem sorgfältigen Vergleich der Schädel wie der Durchzeichnungen der drei Ansichten (Profil, Aufsicht und Basis), bei welchem ich bemüht war, mehr auf die Eigenform als auf genaue Maße zu achten, zeigt es sich, daß die bezüglich der Größe gut vergleichbaren Schädel weitgehend untereinander übereinstimmen. Wie aus den gemachten Zahlenangaben zu erwarten, wirkt zwar besonders in der Ansicht von oben und im Profil der Schädel von ♂ Kotar am breitesten und gedrungesten, doch ist in der Ansicht von oben die Schnauzenbreite von ♂ 1 Susak und ♂ 8 nicht geringer. Die Nasalia zeigen verschiedene Formen der Ausbildung. Bei ♂ 4, 6, 11 schmiegen sich die Spitzen dem Rand der Intermaxillare an und ragen nicht in die Apertura pyriformis vor, bei ♂ 1 und 5 setzen sie sich durch eine Stufe deutlich vom Verlauf des Intermaxillarrandes ab, und bei ♂ 2, 3, 8, 13, 14 springen sie so wie bei ♂ Kotar zur Apertura vor. Der Hinterrand der Nasalia liegt bei allen etwas weiter caudad als die Verbindungslinie der Ausbuchtungen der Fronto-/Maxillarnaht, bei keinem aber so weit wie bei den Lüneburger Exemplaren. Das Foramen infraorbitale liegt bei allen über bzw. am Hinterrand der caudalen Wurzel von P_3 , nur bei Lika 2 wenig mehr nach vorn, etwa am Vorderrand der gleichen Wurzel. Bei allen treiben die starken Wurzeln der Canini sowie besonders auch von P_4 die Maxillarwand auf. Vergleichen wir die Profillinien, so ist bei etwa gleichem Verlauf im Bereich des Hirnschädels, diese am stärksten geschwungen bei Kotar, ♂ 3, 8 und 13, bei den übrigen ist der Verlauf etwas gestreckter, wobei jedoch auch die Größenunterschiede eine gewisse Rolle spielen mögen. – In der Betrachtung der Basis sind um den Größeneinfluß

auszuschalten am besten ♂ 2 und 8; ♂ 5, 6, Kotar, 4; ♂ 2, 3, 13, 14 jeweils vergleichbar. Orientiert man die Skizzen nach der Verbindungslinie des Hinterrandes von M_2 (Molarenlinie), so stimmen die Schädelumrisse innerhalb der Größengruppen bis auf geringfügige Variationen vollständig überein. Bei allen Tieren liegt die Choanenöffnung auf oder hinter der Molarenlinie, höchstens mit einem Teil der Ausbuchtung über diese Linie nasal vorragend. In keinem Fall liegt der gesamte Choanenrand vor der Linie, wie dies bei 4 von 5 Lüneburger Wölfen der Fall ist. Vergleicht man ferner die einzelnen Größengruppen untereinander, so erkennt man — wie auf Grund der Überlegung, daß die Hirngewichte und damit die Hirnschädelbasislänge weit weniger variieren, zu erwarten war —, daß die geringere Basilarlänge im wesentlichen auf die Gesichtsschädelverkleinerung zurückzuführen ist. Die stärkere Entwicklung der Jochbogenbreite von Kotar, im Vergleich zu den Schädeln von ♂ 4, 5, 6, läßt diesen als den gedrungeusten erscheinen. Vergleicht man Kotar mit den kleineren Schädeln 3 und 13, so ist die Formübereinstimmung doch gegeben.

Die jüngeren Exemplare (♂ 11, 9, 10, 7, 138, 139 und ♀ 12) zeigen die gleichen Merkmale wie auch ♂ Šaš und ♀ Kotar. Trotzdem die Form besonders des Gesichtsschädels noch nicht voll entwickelt ist, weisen sie doch die gleiche Tendenz zur Kurzwuchsform auf.

Die Schädel der Wölfe, die in Gefangenschaft geboren bzw. aufgewachsen sind, sind für solche vergleichenden Wuchsformuntersuchungen nicht zu verwenden. Die Abnahme des Hirngewichtes um etwa 17% (von im Durchschnitt 152 g auf im Durchschnitt 125 g, vgl. dazu Tab. 5) bei den Gefangenschaftstieren bedingt bereits eine Veränderung auch des Hirnschädels, die schwächere Muskulatur übt auch ihren Einfluß aus neben sonstigen nicht näher zu ermittelnden Gefangenschaftsfolgen. Wenn die zwei mir hier vorliegenden Schädel sowie der Schädel eines Wolfes aus dem Zoo in Zagreb mit dem Typus der übrigen Exemplare ihres Herkunftslandes (Jugoslawien) übereinstimmen, so ist das hier nur als Hinweis zu werten.

Zusammenfassend kann man auf Grund des mir vorliegenden Materials wohl sagen, daß die Schädel der kroatischen Wölfe eine größere Variation in der Typusbildung aufweisen, ob auch bezüglich der Körperentwicklung eine stärkere Variation vorliegt, kann nicht

gesagt werden. Das größte Exemplar ♂ 1 Susak ähnelt in manchen Punkten, z. B. Verhalten der Nasalia den Lüneburger Schädeln, bezüglich der Ausbildung der Condylen und der Bullaform jedoch dem ♂ Kotar. Auch andere solche Einzelmerkmale stimmen wie oben ersichtlich manchmal mehr mit dem Lüneburger Typus überein, doch wird von keinem der kroatischen Schädel der hohe Grad von Schlankwuchs wie er bei den Lüneburger Wölfen — am wenigsten noch bei ♂ Lichtenmoor — vorliegt, erreicht. Dadurch ist die Annahme, daß es bei den Wölfen zu einem Überwiegen des einen oder anderen Wuchsformtypus in bestimmten Verbreitungsgebieten kommt, wohl berechtigt.

Nehring hat übrigens schon 1888 (S. 56) bezüglich der Variationsbreite des Schädelbildes beim Wolf darauf hingewiesen, daß man bei Wölfen aus Steppengegenden (kaspische Steppe) wesentlich schlankere Schädelformen findet als bei „Wald“wölfen, doch werden keine genaueren Angaben über Veränderungen einzelner Merkmale gemacht. Geographische Rassen jedoch abzugrenzen, dürfte infolge des weiten Lebensraumes der einzelnen Tiere schwer möglich sein (vgl. auch Hilzheimer).

Hormonalorgane

Von den Inkretorganen wurden Schilddrüse und Nebenniere gewogen und die Hypophysengröße berechnet. Das Gewicht der **Schilddrüse** ist im Zusammenhang mit verschiedenen Funktionszuständen sehr variabel, so daß ein sehr großes Zahlenmaterial erforderlich wäre, um für dieses Organ Größenbeziehungen anzugeben. Bei den drei im Winter erlegten Wölfen beträgt das Gewicht beider Schilddrüsen (bei dem Wolf-♂ I Šaš sind beide durch einen schmalen Isthmus verbunden) im Durchschnitt 2,0 g (1,9 bis 2,2), bei dem im Sommer erlegten Wolf-♂ Wriedel 2,8 g. Es ist möglich, daß hier ein saisonaler Unterschied vorliegt. Bei Wölfen aus Zoologischen Gärten ist das Schilddrüsen-gewicht stark erhöht: Wolf-♀ Zoo 4,5 g, Wolf-♂ Zoo 4,3 g, zwei bereits früher untersuchte Tiere (Schilddrüsen-gewicht nicht veröffentlicht) ♂ 20 8 g, ♀ 11 6,7 g, so daß solche Tiere hier nicht herangezogen werden können. Die 4 Schakale zeigen recht übereinstimmende Werte. Beide Weibchen — zur gleichen Jahreszeit getötet — haben ein Schilddrüsen-gewicht von 0,9 g, die jüngeren ♂♂ ein solches von durchschnittlich 0,75 g (0,7 und 0,8).

Tabelle 5

	Körper- gewicht	Wirbel- säule	Hirn	VL o. Gef.	ML	HL	Hypo- physe	Cysten oder Adenome	mg VL/ Wbs.	mg VL/ kg	mg HL/ g
	g	cm	g	mg	mg	mg	mg	cm ³			
Wolf ♂ Wriedel	39 400	87,0	162,0	151,822	7,043	23,707	182,572	—	1,745	3,853	0,146
Wolf ♂ II Kotar	41 000	85,0	152,0	219,398	15,168	32,275	266,841	—	2,581	5,351	0,212
Wolf ♂ I Šaš	30 000	76,5	141,5	118,235	7,307	21,227	146,779	—	1,545	3,941	0,150
Wolf ♀ Kotar	27 200	76,5	152,0	101,281	7,478	19,644	128,403	—	1,323	3,723	0,129
Wolf ♂ 20 Z. G.	31 850	80,0	133,0	129,640	7,695	16,529	153,864	—	1,620	4,076	0,124
Wolf ♂ 164 Z. G.	26 750	75,0	120,0	128,916	7,289	21,277	157,482	C = 2,466	1,718	4,819	0,177
Wolf ♂ 53 Z. G.	23 250	80,0	129,0	103,742	9,502	25,936	139,180	C = 13,365	1,297	4,462	0,193
Wolf ♀ II Z. G.	27 380	75,0	121,0	133,828	8,891	25,675	168,394	—	1,784	4,887	0,212
Schakal ♀ Split	7 300	51,3	61,5	40,369	1,875	12,824	55,068	—	0,787	5,530	0,208
Schakal ♂ I Türkei . .	6 450	48,0	65,0	37,401	2,472	8,915	48,788	—	0,779	5,798	0,137
Schakal ♂ II Türkei .	6 530	47,5	66,0	36,641	2,239	8,698	47,578	—	0,771	5,611	0,132
Schabrackschakal ♂ Z. G.	8 000	ca. 52,0	58,0	46,318	4,120	13,513	63,951	—	0,891	5,789	0,233
Schabrackschakal ♀ Z. G.	8 200	ca. 52,0	49,0	50,118	5,003	14,272	69,393	—	0,963	6,111	0,291

D. Dogge ♂ 43	50 500	ca. 88,0	118,0	148,438	11,453	21,858	181,749	C = 41,340	1,686	2,939	0,185
D. Dogge ♂ 62	50 000	ca. 87,0	136,0	145,731	12,417	23,923	182,071	-	1,675	2,914	0,176
U. Dogge ♂ 19	ca. 40 000	ca. 85,0	ca. 110,0	112,907	4,229	17,898	135,034	-	1,328	2,822	0,163
Bernhardiner-♂ 94 ..	ca. 50 000	86,7	ca. 115,0	96,901	9,072	23,402	129,375	-	1,117	1,938	0,203
Bernhardiner-♀ 165 .	68 650	83,5	103,0	120,501	7,495	15,778	143,774	C = 23,706	1,443	1,755	0,153
Bernhardiner-♀ 106 .	45 000	ca. 82,0	117,0	103,170	4,842	16,612	124,624	C = 21,825	1,258	2,292	0,142
Bernhardiner-♀ 127 .	ca. 45 000	82,0	116,0	81,987	6,593	16,285	104,865	C = 7,770	0,999	1,821	0,140
Kuvaev-♀ 128	23 000	63,2	91,0	72,863	4,058	11,595	88,516	C = 1,008 A = 1,035	1,152	3,167	0,127
Schäferhund-♂ 163 ..	21 000	76,5	102,0	57,672	2,110	14,652	74,434	C = 211,79	0,754	2,746	0,143
Schäferhund-♂ 25 ...	38 500	ca. 72,0	96,0	87,359	5,806	18,369	111,534	C = 40,626	1,213	2,269	0,191
Schäferhund-♂ 6	28 000	ca. 72,0	95,0	75,540	4,992	15,702	96,234	C = 54,054	1,049	2,697	0,165
Schäferhund-♂ 17 ...	ca. 20 000	ca. 72,0	94,0	78,903	4,826	19,061	102,790	C = 4,455	1,096	3,945	0,202
Schäferhund-♀ 22 ...	21 300	ca. 70,0	77,5	77,602	4,161	15,041	96,804	-	1,108	3,643	0,194
Scotchterrier-♂ 90 ...	10 000	49,5	77,0	46,023	4,690	12,432	63,145	C = 2,382 A = 7,941	0,929	4,602	0,161
Scotchterrier-♂ 74 ...	8 135	ca. 48,0	72,0	39,426	4,474	13,917	57,817	C = 0,882	0,821	4,846	0,193
Drahthaarterrier-♂ 61	8 250	ca. 47,0	74,0	31,098	4,249	14,025	49,372	C = 7,947	0,661	3,769	0,189

KG = Körpergewicht netto, fette Ziffern = brutto, kursive Ziffern = geschätzt. Wbs = Länge der trockenen Wirbelsäule (Dens epistrophei-Sacrum). VL = Vorderlappen ohne Gefäßanteil. ML = Mittellappen. HL = Hinterlappen.

Die **Nebennieren** scheinen abhängiger von der Körpergröße zu sein. Ihr Gewicht (beide zusammen) beträgt für die beiden großen Wölfe 2,4 bzw. 2,2 g, für das ♂ I Šaš 1,9 g, für das ♀ Kotar 1,8 g, bei dem Weibchen aus dem Zoo 2,05 g. Bei den Schakalen weisen die Nebennieren ein Gewicht von durchschnittlich 0,9 g für die ♀♀ (1,0 und 0,8) und 0,5 g für das ♂ I auf. Beim ♂ II war eine Nebenniere durch Schuß verletzt, die andere wies ein Gewicht von 0,2 g auf.

Aufschlußreicher ist das Verhalten der **Hypophyse** und ihrer Anteile bei den untersuchten Tieren. Die Form des Organs, am besten verdeutlicht am medianen Sagittalschnitt, variiert verhältnismäßig stark (s. Abb. 4), ist jedoch im Aufbau gleichbleibend. Der Drüsenteil umfaßt den kolbenförmigen Hinterlappen völlig, ist jedoch dorsal nur gering entwickelt. Eine Hypophysenhöhle ist ausgebildet. Eine Einwanderung von Mittellappenzellen in den Hinterlappen, wie man sie bei vielen Haushunden beobachten kann (vgl. Oboussier 1940), konnte nicht festgestellt werden, eine „Umschlagszone“ (vgl. Romeis S. 307) ist deutlich ausgeprägt.

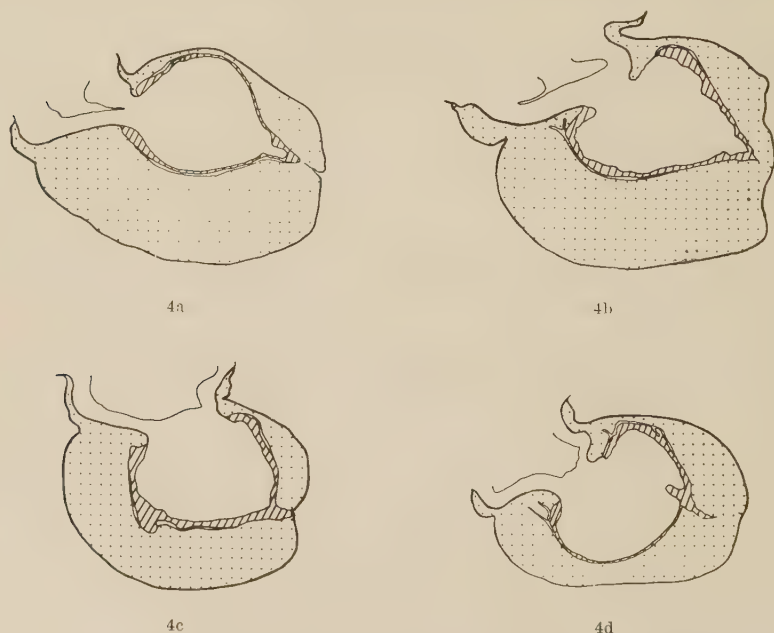


Abb. 4. Medianer Sagittalschnitt durch die Hypophyse der vier Wölfe aus freier Wildbahn. a) ♂ Wriedel; b) ♂ Kotar; c) ♂ Šaš; d) ♀ Kotar. Vorderlappen einschließlich Trichterlappen punktiert, Mittellappen schraffiert (Vergrößerung 5fach).

Um bei der großen Variation der quantitativen Werte die einzelnen Faktoren, die von Bedeutung für die Größe der Organbildung sind, besser abwägen zu können, sind hier auch solche Tiere mit herangezogen worden, die bereits früher von mir bearbeitet worden sind (vgl. Oboussier, 1948a, 1948b), sowie einige weitere große Haushunde. Die Tiere sind in der Tabelle 5 mit aufgeführt.

Die Werte für den Hirnanteil verhalten sich entsprechend der Größe der Hirne. In allen Größenstufen der Hunde entfallen etwa 0,17 mg HL (= Hinterlappen) auf 1 g Hirn. Auffallend gering ist der Wert bei den drei Bernhardiner-♀ und dem Kuvarz-♀ mit durchschnittlich nur 0,14 bzw. 0,13 mg HL je g Hirn. Anders ist der Wert für die Wildcaniden, wo es durchschnittlich nur 0,159 mg HL je 1 g Hirn sind, sowohl bei den Wölfen wie bei den Schakalen. Obwohl die Variationsbreiten sich überschneiden, möchte ich doch unter Berücksichtigung der absoluten Werte annehmen, daß hier der Unterschied nicht in der Ausbildung des Hinterlappens an sich liegt, sondern in der unterschiedlichen Entfaltung des Großhirns. Eine Auffassung, die gefestigt wird bei der Betrachtung der Zoo-Wölfe, bei denen das Hirngewicht bereits deutlich (etwa 17%) geringer ist als bei den Wildtieren (vgl. Klatt 1952 für Füchse). Dadurch liegt für die Zoo-Wölfe der Hinterlappenwert bezogen auf das Hirngewicht bereits in gleicher Höhe wie bei den Haushunden (im Durchschnitt 0,176 mg HL je g Hirn). Es zeigt sich hier wie bei anderen vergleichenden Betrachtungen (Oboussier 1955, 1956), daß an sich das Zwischenhirn als Bezugswert gewählt werden müßte und nicht das Gesamthirngewicht, das durch die unterschiedliche Entfaltung des Großhirns so stark beeinflußt wird.

Über den Mittellappen sind auch hier keine näheren Aussagen zu machen. Der hohe Wert beim Wolf-♂ II Kotar ist vielleicht mit auf die ungewöhnlich starke Kolloidspeicherung im Mittellappen bei diesem Individuum zurückzuführen, obwohl auch beim Wolf-♂ Zoo 165 eine solche Kolloidspeicherung ohne Vergrößerung zu beobachten ist.

Die Ausbildung des Vorderlappens unterliegt, wie bereits früher von mir nachgewiesen wurde, dem Einfluß von Domestikation, Körpergröße, Wuchsform, Geschlecht und Alter.

Daß normalwüchsige Haushunde kleinere Vorderlappenwerte aufweisen als gleichgroße Wildcaniden, tritt auch hier klar hervor.

Man vergleiche nur die Vorderlappengröße der Wölfe mit denen der Doggen, Bernhardiner und Schäferhunde. Bezogen auf 1 kg Körpergewicht, haben die 3 Wölfe 3,84 mg VL (= Vorderlappen) (das Wolf-♂ Kotar 5,35!, mit diesem erhöht sich der Durchschnitt auf 4,22), die drei Doggen 2,89 mg VL, die 4 Bernhardiner sogar nur 1,95 mg. Die der kleineren Größenstufe angehörenden 6 Schäferhunde (einschl. Kuvacz-♀) weisen mit 3,09 mg VL je kg Körpergewicht immer noch einen geringeren Wert auf als die Wölfe. Das gleiche gilt für die Schakale, die mit einem Durchschnittswert von 5,65 mg VL je kg Körpergewicht weit über dem der Terrier mit 4,40 mg VL liegen. Wählt man die Länge der trockenen Wirbelsäule als Bezugswert, so sind die Durchschnittswerte der Wildtiere nicht so deutlich von denen der Haushunde geschieden, da hier mit steigender Körperlänge der auf 1 cm entfallende VL-Wert steigt.

4 Wölfe (einschl. ♂ Kotar)	im Durchschnitt 1,80 mg VL je cm
4 Wölfe Zoo	im Durchschnitt 1,60 mg VL je cm
3 Doggen	im Durchschnitt 1,56 mg VL je cm
4 Bernhardiner	im Durchschnitt 1,20 mg VL je cm
6 Schäferhunde	im Durchschnitt 1,06 mg VL je cm
3 Schakale	im Durchschnitt 0,77 mg VL je cm
3 Terrier	im Durchschnitt 0,80 mg VL je cm

Die 4 Wölfe sind aber recht verschieden groß. Vergleicht man die beiden großen Wölfe mit den Doggen, so haben die Wölfe die höchsten Werte, vergleicht man die kleineren mit den an Körpergröße entsprechenden Schäferhunden, so ist auch hier das Überwiegen der Wildtiere eindeutig. Für die auffallend geringe Vorderlappenausbildung der Bernhardiner weiß ich keine Erklärung zu geben. — Bei den Schakalen ist die Beurteilung gleichfalls nur unter Berücksichtigung der Einzelwerte möglich. Die Wirbelsäulenlänge eilt im Wachstum dem Körpergewicht voraus. Das eben erwachsene ♀ weist entsprechend den höchsten relativen Vorderlappenwert (0,79 mg) auf, ist jedoch nur etwa so groß wie die Drahthaarterrier, kleiner als die Scotchterrier. Im Vergleich zu ersteren (0,66 mg) ist der Schakalwert deutlich höher, zu letzteren (0,87 mg) etwas geringer.

Bemerkenswert ist bei der Betrachtung der Werte die bereits erwähnte Differenz in der Größenausbildung des Vorderlappens bei den beiden Wölfen Wriedel und Kotar. Obwohl beide Tiere als

gleich groß zu werten sind (s. o. S. 69), ist der Vorderlappen des Wolf-♂ Kotar mit 219,398 mg wesentlich (44,5%) größer als der vom Wolf-♂ Wriedel mit nur 151,822 mg. Eine solche Differenz bei gleich großen Tieren findet sich nur beim Vergleich der verschiedenen Wuchsformen. Dort ist der Vorderlappen der Bulldoggen dem der Whippets um etwa 67% überlegen (18 Bulldoggen im Durchschnitt 50,3 mg, 10 Whippets im Durchschnitt 32,1 mg; vgl. Oboussier 1949 und Klatt-Oboussier 1951). So extrem wie bei diesen hochgezüchteten Rassen sind die Unterschiede bei den beiden Wölfen natürlich nicht. Doch es ist bemerkenswert, daß die gleichen Beobachtungen wie am Schädel und am übrigen Skelett

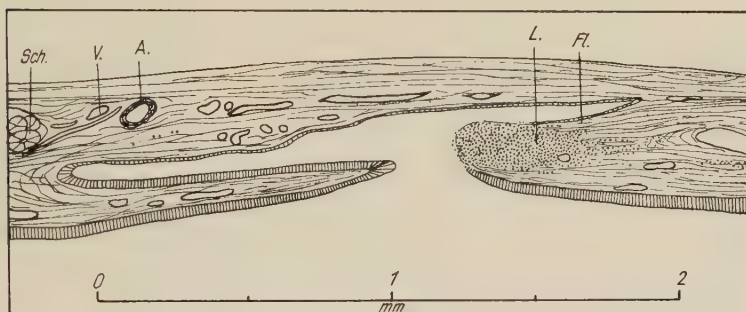


Abb. 5. Medianer Sagittalschnitt durch die Rachendachhypophyse von Wolf-♂ Wriedel. L. = Lymphocyten, Pl. = Platteneithelzellen, Fl. = Flimmerepithel mit eingestreuten Becherzellen, V. = Venen, A. = Arterien, Sch. = Schleimdrüsen, u. H. = undifferenzierte Hypophysenzellen.

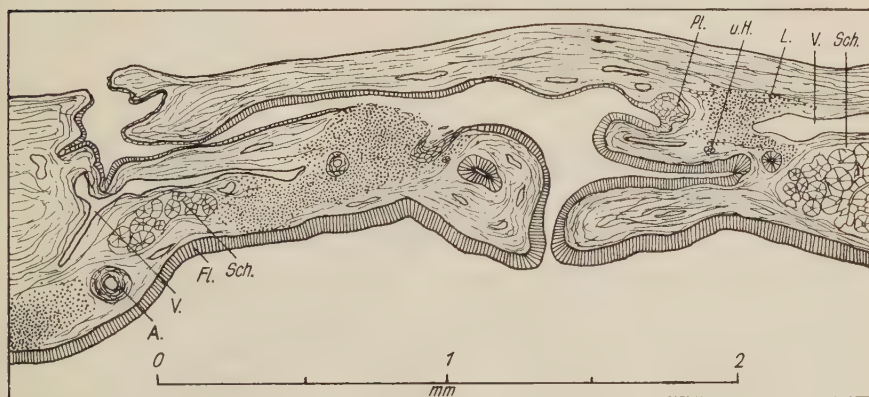


Abb. 6. Medianer Sagittalschnitt durch die Rachendachhypophyse von Wolf-♂ Kotar. Man beachte die Öffnung zum Canalis craniopharyngeus.

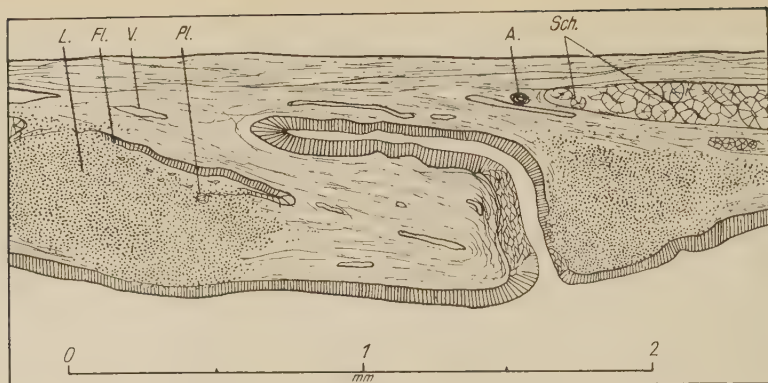


Abb. 7. Medianer Sagittalschnitt durch die Rachendachhypophyse von Wolf-♂ Šaš.

auch bei der Hypophyse, dem übergeordneten Inkretorgan, zu machen sind. Bei den jüngeren Wölfen Šaš und ♀ Kotar kann diesbezüglich noch keine Aussage gemacht werden.

Die Rachenhäute wurden bei den 4 wilden Wölfen, den 3 Schakalen sowie bei dem Wolf-♂ 164 Z. G., dem Schäferhund ♂ 163 und dem Bernhardiner ♂ 94 und ♀ 165 in Schnittserien à 10 μ zerlegt und mit Azan nach Heidenhain gefärbt. Keinerlei abweichende Struktur in der Region der Rachendachhypophyse war bei dem Schäferhund ♂ und bei dem Wolf ♂ Z. G. Die Wildtiere sowohl wie die beiden Bernhardiner weisen mehr oder wenig stark ausgeprägte Sonderbildungen verschiedener Größe auf. Wie bereits früher von mir (Oboussier 1944, 1950, 1951, 1955 [hier auch bereits Angaben über die Rachendachregion von Wolf-♂ Wriedel])

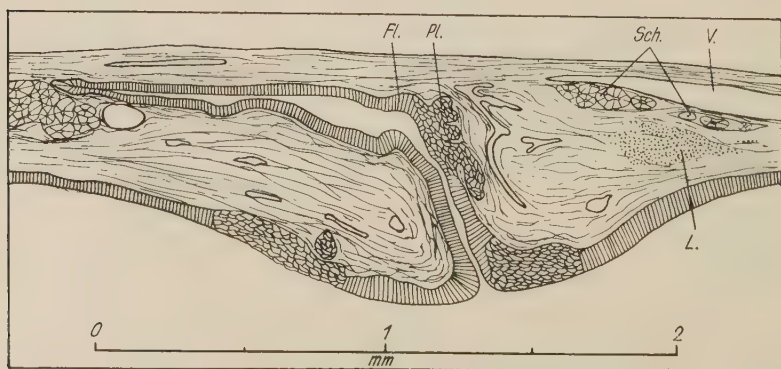


Abb. 8. Medianer Sagittalschnitt durch die Rachendachhypophyse von Wolf-♀ Kotar.

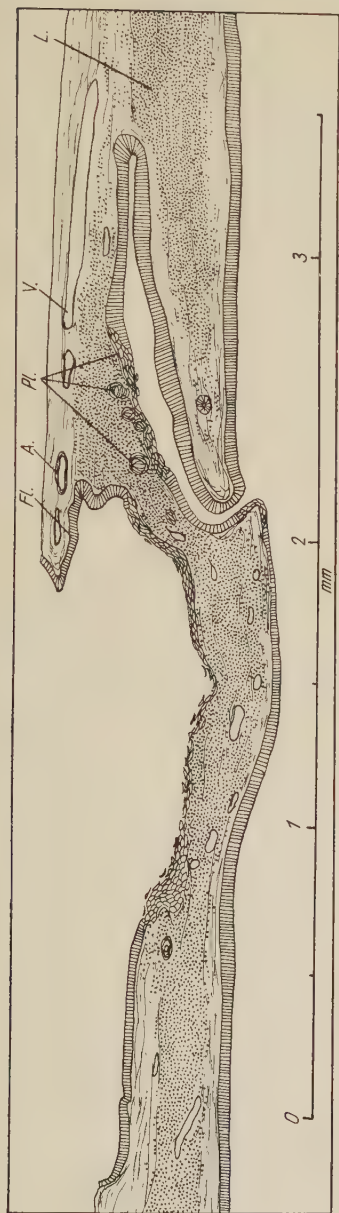


Abb. 9. Medianer Sagittalschnitt durch die Rachendachhypophyse von Schakal-♀ Split. Eine sehr weite Öffnung führt zum Canalis cranio-pharyngeus, die Verbindung mit der Öffnung in den Rachenraum liegt weiter lateral.

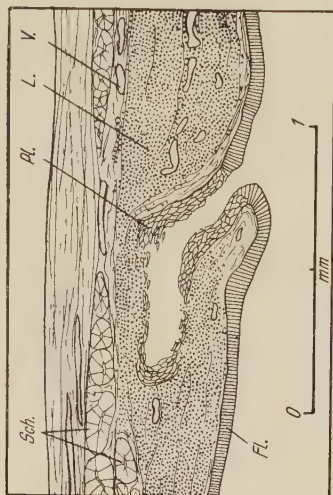


Abb. 10. Medianer Sagittalschnitt durch die Rachendachhypophyse von Schakal-♂ I.

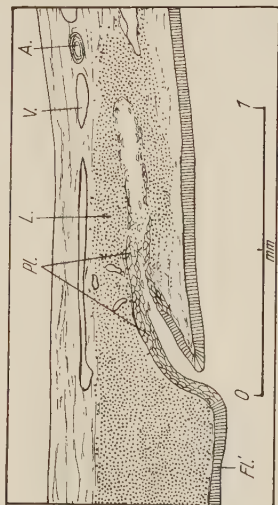


Abb. 11. Medianer Sagittalschnitt durch die Rachendachhypophyse von Schakal-♂ II.

festgestellt, kann die Rachendachhypophyse der Caniden eine sehr unterschiedliche Entwicklung zeigen. Die halbschematischen Darstellungen des medianen Sagittalschnittes geben am besten eine Übersicht über den Bau (vgl. Abb. 5—11), während über die Größe folgende Zusammenstellung orientiert.

Größe der Rachendachbildungen

	max. Breite mm	Länge ¹ mm
Wolf-♂ Wriedel	1,10	1,9
Wolf-♂ Kotar	1,67	2,6
Wolf-♂ Šaš	1,67	2,0
Wolf-♀ Kotar	1,38	2,2
Schakal-♀ Split	1,21	3,9
Schakal-♂ I	1,11	1,4
Schakal-♂ II	0,43	1,3
Bernhardiner-♂	2,15	2,9
Bernhardiner-♀	1,21	2,1

Die Rachendachbildungen sind, wie auch aus den Abbildungen hervorgeht, recht einheitlich gestaltet. Eine mehr oder weniger stark erhabene Bindegewebspapille, die in den Rachenraum vorragt — in einigen Fällen dadurch schon makroskopisch kenntlich — und die an ihrer Spitze eine Öffnung in ein mehr oder weniger großes Cystensystem trägt. Die Wandungen der Cyste, die verschiedene Ausläufer haben kann, wie der Öffnung sind bedeckt entweder vom gleichen Flimmerepithel mit eingestreuten Becherzellen wie die übrige Nasenrachenraumhaut oder von einem flacheren kubischen Epithel. An einigen Stellen ist dieses ersetzt von einem lebhaft wuchernden Plattenepithel. Unter Verhornungserscheinungen werden die obersten Schichten dieses Plattenepithels abgestoßen und füllen manchmal einen großen Teil der Cyste. Ausläufer der Cystenbildung werden meist von großen Lymphocytenansammlungen umgeben, die eine allmähliche Auflösung solcher Cystenteile bewirken. Sonstige Gewebsbesonderheiten finden sich in den hier vorliegenden Fällen nicht. Eine Verbindung dieser mit dem Nasenrachenraum in offener Verbindung stehenden Cyste mit dem Inhalt des Canalis craniopharyngeus ist beim Wolf-♂ Kotar und dem

¹ Die genaue Längenausdehnung der Bildung ist schwer zu ermitteln, da manche Seitenausläufer auf dem Medianschnitt nicht getroffen sind.

Schakal-♀ Split vorhanden gewesen. Bei beiden führt ein weiter, mit kubischem Epithel ausgekleideter Gang in die Öffnung im Basisphenoid. Der Inhalt des Canalis craniopharyngeus konnte nicht untersucht werden, an den Hypophysen waren keine Restbildungen zu beobachten. Bemerkenswert ist, daß, wenn man die Ausbildung der Rachendachhypophysen bei den Wölfen betrachtet, auch hier — wie beim Vergleich der Ausbildung bei Haushunden (Oboussier 1944) — dem kurzschnäuzigen Exemplar der komplizierteste Ausbildungsgrad zukommt. — Undifferenzierte Hypophysenzellen sind, wenn auch recht spärlich, an einigen Stellen nachzuweisen. Meist liegen sie zu Epithelsträngen geordnet um eine kleine mit Colloid gefüllte Cyste. Unterschiede zu den Rachendachbildungen bei den Bernhardinern oder bei den übrigen von mir untersuchten Hunden sind bei den Wildtieren nicht zu beobachten; sie ordnen sich bezüglich Größe und Aufbau in die Variationsbreite der Ausbildung bei diesen (vgl. 1944) etwa in der mittleren Stufe ein.

Zusammenfassung

Die genaue Analyse der Körperzusammensetzung der Wildcaniden im Vergleich zu den Haushunden hat gezeigt, daß die beiden gegensätzlichen Wuchsformtypen, wie wir sie unter den Haushunden durch Züchtung extrem gesteigert besonders bei Bulldoggen und Windhunden ausgeprägt finden, auch bei der mutmaßlichen Stammform des Hundes, dem Wolf, in ihren Anfängen vorhanden sind. Die von Klatt bei der Erörterung der Abstammungsfragen des Haushundes (1927, S. 98) erhobene Forderung bezüglich des Vorkommens beider Wuchstendenzen bei wilden Wölfen ist damit erwiesen. Die Wuchsformen beim Wolf sind harmonisch ausgeprägt sowohl in allen Merkmalen des Körperbaus wie des Haupthormonalorgans der Hypophyse, obwohl, wie die Analysen der Kreuzungsversuche von Klatt (Klatt, 1941—48; Oboussier, 1942, 1955) gezeigt haben, die Einzelmerkmale unabhängig vererbt werden können.

Schrifttum

Hilzheimer, M.: *Natürliche Rassengeschichte der Haussäugetiere*. Berlin, De Gruyter, 1926. — Klatt, B.: Über den Einfluß der Gesamtgröße auf das Schädelbild. *Arch. f. Entw. mech.* **36** (1913). — Klatt, B.: Entstehung der Haustiere. *Hdb. d. Vererbwiss.* **3** (1927). — Klatt, B.: Gefangenschaftsveränderungen bei Füchsen. *Jen. Z. f. Naturwiss.* **67** (1932). — Klatt, B.: Kreuzungen an extremen Rasstypen des Hundes I—IV. *Z. f.*

menschl. Vererb. u. Konstitutionslehre **25**, **26**, **27**, **28** (1941—44). — Klatt, B.: Messend-anatomische Untersuchungen an gegensätzlichen Wuchsformtypen. Arch. f. Entw. mech. **143** (1948). — Klatt, B.: Reziproke Kreuzungen bei Hunden gegensätzlicher Wuchsform. Roux-Archiv f. Entw. mech. **148** (1955a). — Klatt, B.: Noch einmal: Hirngröße und Körpergröße. Zool. Anz. **155** (1955b). — Klatt, B.: Die Schädelgestaltung bei reciproken Kreuzungen von Hunden gegensätzlicher Wuchsform. Z. wiss. Zool. 1958 im Druck. — Klatt, B., und H. Oboussier: Weitere Untersuchungen zur Frage der quantitativen Verschiedenheiten gegensätzlicher Wuchsformtypen beim Hund. Zool. Anz. **146** (1951). — Kleinschmidt, A.: Über das neuere Vorkommen von Wölfen in Niedersachsen (ab 1800 bis heute). Natur und Jagd in Niedersachsen 1956. — Mohr, E.: Die „letzten“ Wölfe von Niedersachsen. Säugetierkundl. Mitt. **1** (1953). — Nehring, A.: Zur Abstammung der Hunderassen. Zool. Jahrb. Abt. Systematik **3** (1888). — Oboussier, H.: Über den Einfluß der Domestikation auf die Hypophyse. Zool. Anz. **132** (1940). — Oboussier, H.: Das Verhalten der Hypophyse bei Kreuzungen extremer Rassetypen des Hundes. Z. f. menschl. Vererb.- u. Konstitutionslehre **25** (1942). — Oboussier, H.: Die Rachendachhypophyse des Hundes. Z. wiss. Zool. **156** (1944). — Oboussier, H.: Über die Größenbeziehungen der Hypophyse und ihrer Teile bei Säugetieren und Vögeln. Arch. f. Entw. mech. **143** (1948). — Oboussier, H.: Über die Größenbeziehungen der Canidenhypophyse. Verh. d. deutschen Zoologen in Kiel 1948. Erg. Bd. Zool. Anz. — Oboussier, H.: Pluripotenzerscheinungen in der Region der Rachendachhypophyse. Arch. f. Entw. mech. **144** (1951). — Oboussier, H.: Zur Kenntnis der Hypophyse des Panda. Zool. Anz. **154** (1955). — Oboussier, H.: Weitere Untersuchungen über die Größenbeziehungen der Hypophyse und ihrer Teile bei Säugern. Arch. f. Entw. mech. **147** (1955). — Romeis, B.: Die Hypophyse. Hdb. d. mikr. Anat. d. Menschen. Herausgeg. v. W. v. Möllendorff 1940.

Prof. Dr. Henriette Oboussier
Hamburg 13
Bornplatz 5

Die Entwicklung des Querschnittes der großen Extremitätenknochen bis zum Säuglingsalter^{1, 2}

Von

G. Bahling³

Mit 39 Abbildungen

(Eingegangen am 3. April 1957)

Einleitung

Der Nachweis einer topographisch gebundenen Knochenstruktur beim Erwachsenen (Knese, Ritschl und Voges, 1954) gab Veranlassung dazu, nachzuprüfen, ob bereits während der Entwicklung des Extremitätenskelettes topographische Gesichtspunkte zu berücksichtigen sind. Hierzu wurden von 11 Individuen von 34 mm bis 421 mm SSL metrisch sich entsprechende Querschnitte durch Femur, Tibia, Fibula, Humerus, Radius und Ulna untersucht. Die früher geschilderten Befunde über die periostale und chondrale Osteogenese (Knese, 1956b, 1957) werden hiermit durch topographische und lebenszeitliche Angaben ergänzt.

Eine systematische Darstellung der Querschnittsentwicklung der Extremitätenknochen fehlt bisher. Lediglich einzelne Querschnitte wurden verschiedentlich abgebildet u. a. in Lehrbüchern.

Nur Demeter und Mátyás (1928) haben eine Entwicklungsreihe des Femur von der Mitte der Schwangerschaft an systematisch untersucht. Zawisch (1929) verfolgte die Entwicklung des Femur über den gesamten Fetalbereich hauptsächlich an Längsschnitten. Eine ähnliche Untersuchung für die Tibia der Ratte liegt von Bhaskar und Mitarbeitern (1950, 1954) vor. Eine systematische Untersuchung aller übrigen Skelettstücke fehlt ebenso wie der Ver-

¹ Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

² Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

³ Unter Anleitung von Prof. Dr. Dr. K.-H. Knese.

gleich von Querschnitten aus verschiedenen Höhen desselben Skelettelementes. Pinard (1952) hat die Diaphyse des Metatarsus 4 und 5 rekonstruiert und nachgewiesen, daß die im Querschnitt als Bälkchen erscheinende Knochenmasse verschiedenartig gestaltete Platten darstellt.

Daher wurden aus den großen Extremitätenknochen Femur, Tibia, Fibula, Humerus, Radius und Ulna von 11 Individuen jeweils 4 einander metrisch entsprechende Querschnitte untersucht, somit von jedem Individuum 24 verschiedene Knochenquerschnitte. An diesem Material wurde die Entwicklung der Querschnittsform, Art und Ort der Knochenablagerung und die Histogenese des Knochengewebes studiert, um festzustellen, ob sich bereits in der fetalen Knochenentwicklung eine topographisch gebundene Knochenstruktur, die Struktur 2. Ordnung (vgl. Knese, Voges und Ritschl, 1954), manifestiert.

Die Untersuchungen gehen nicht von einer der für den Knochen vertretenen Wachstumstheorien aus. Es wurde allein die allgemein übliche Untersuchung entwicklungsgeschichtlicher Vorgänge durchgeführt, nämlich die einander zeitlich folgenden Zustände des Knochengewebes und der einzelnen Skelettorgane als Teilbild eines durchlaufenden Entwicklungsvorganges anzusehen.

Material und Untersuchungstechnik

Untersucht wurden je 24 Querschnitte von 11 Individuen (9 ♀ und 2 ♂) von 34, 58 (♂), 74, 105, 128, 172, 247, 282 (♂), 323, 335 (Neonatus), 421 (3-Monate-Kind) mm SSL. Zur Bestimmung der Querschnittshöhe wird die Länge eines Knochens in 10 gleiche Teile zerlegt, die von proximal nach distal mit 0–9 bezeichnet werden (vgl. Knese, Ritschl und Voges, 1954). Die Glieder der untersuchten Feten wurden in vier gleiche Teile zerlegt. Die drei proximalen Stücke, proximales, 2. und 3. Viertel, wurden von distal her angeschnitten. Damit liegen die Querschnittshöhen 2, 4 und 7 vor. Das distale Viertel wurde von proximal angeschnitten, das entspricht der Schnittshöhe 8. Innerhalb des einzelnen Querschnittes wird durch eine 8strahlige Windrose eine Querschnittslage beschrieben. Die Strahlen der Windrose werden von posterior (1) über medialis (3), anterior (5) und lateralis (7) von 1–8 durchnummeriert. Querschnittshöhe und Querschnittslage geben zusammen die Region an, z. B. 403: Querschnittshöhe 4, Querschnittslage 03. Fixierung: Formol-Alkohol, Entkalkung Salpetersäure 7%, Entquellung Natriumsulfat 5%, Einbettung in Paraffin, Schnittdicke 10–12 μ . Färbungen: Hämatoxylin-Eosin, Azan, Eisenhämatoxylin (Heidenhain)-Lichtgrün, Versilberung nach Bodian; Einbettung: Caedax bzw. von ungefärbten Schnitten in Glyzerin-Gelatine. Untersuchung: im Hellfeld, mit dem Phasenkontrastmikroskop und Polarisationsmikroskop. Die Quer-

schnitte wurden mit dem Zeichenapparat Winkel-Zeiss vergrößert und gezeichnet. Gleichzeitig wurde ein Maßstab mitprojiziert. Dadurch war es möglich, mit Hilfe des Planimeters und entsprechender maßstabsgerechter Umrechnung die Größe des gesamten Querschnittes, die Flächengröße des periostalen und chondralen Knochens zu bestimmen.

Befunde

Die Befundschilderung hat zunächst anzugeben, wie sich die Bälkchenverteilung in den einzelnen Querschnittshöhen während der Fetalentwicklung verhält. Zu diesem Zwecke wurde die Knochenverteilung in den einzelnen Querschnittshöhen unter Beigabe eines Maßstabes gezeichnet. Einige erläuternde Angaben enthält die Tabelle 3. Weiterhin muß festgestellt werden, welche Art der Knochenbildung jeweils vorliegt und welches die bevorzugten Regionen der Knochenapposition sind. Schließlich ist die Histogenese des Knochengewebes zu verfolgen.

Bei Zusammenstellung dieser Angaben zeigte sich, daß Femur, Tibia, Fibula und Humerus eine annähernd gleiche Entwicklung aufweisen. Um Wiederholungen zu vermeiden, wird für diese 4 Skelettstücke eine gemeinsame Befundschilderung gegeben. Ergänzende Einzelheiten wurden in Tabelle 3 zusammengestellt. Radius und Ulna weichen in ihrer Entwicklung von den genannten Skelettstücken ab, so daß sie einer gesonderten Darstellung bedürfen.

In voraufgegangenen Veröffentlichungen (Knese, 1956b, 1957) konnten eine Reihe von Knochenbildungsformen bzw. Arten von Knochengewebe unterschieden werden (vgl. Tabelle 1 und 2). Die in Tabelle 1 und 2 aufgeführten großen Buchstaben für die verschiedenen Arten der Knochenbildung und kleinen Buchstaben für die Formen des Knochengewebes werden in Tabelle 3 zur topographischen Befundschilderung verwandt.

Tabelle 1

Periostale Osteogenese:

- A: Knochenbildung durch Umwandlung von Zellen in der Art einer holokrinen Sekretion oder holoplasmatischen Differenzierung.
- B: Knochenbildung durch spezifische Bildungszellen (Osteoblasten) in der Art einer apokrinen Sekretion oder meroplasmatischen Differenzierung.

C: Knochenbildung unter Vorbildung von Fasern (in der Kam-biumschicht).

CI Mit Vorbildung von präkollagenen Fasern.

CII Mit Vorbildung von kollagenen Fasern.

CIII Tendinöse Osteogenese.

D: Bildung periostaler Tangentiallamellen.

E: Bildung eines periostalen Bildungsgewebes mit Kleinst-osteonen.

Chondrale Osteogenese:

CA: Diaphysäre chondrale Osteogenese.

CB: Enchondrale Osteogenese.

CC: Direkte Umwandlung der Knorpelgrundsubstanz ohne Mitwirkung besonderer blastematöser Zellen (Metaplasie).

Tabelle 2

Formen des Knochengewebes:

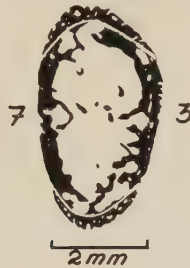
- a) Homogenes Knochengewebe ohne lichtmikroskopisch sichtbare Fasern.
- b) Knochengewebe, in dessen Substanz sich Silbergranula darstellen lassen.
- c) Knochengewebe mit Anhäufung von Granula um Gefäßkanäle, eingelagert in Gewebeteile mit einer Granuladichte entsprechend b).
- d) Knochengewebe mit einem präkollagenen Faserwerk.
- e) Strähnenartiges Knochengewebe.
- f) Knochengewebe aus periostalen Tangentiallamellen.
- g) Knochengewebe aufgebaut aus chondralen Tangentiallamellen.
- h) Knochengewebe mit Reifung der Kollagenfasern und Ausbildung einer zirkulären oder tangentialen Faseranordnung bzw. Faserfilzbezirken, z. T. als Faserfilzosteone.
- i) Knochengewebe überwiegend aus wachsenden Osteonen aufgebaut.
- k) Knochengewebe überwiegend aus unvollständig differenzierten Osteonen aufgebaut.
- l) Knochengewebe überwiegend aus differenzierten Osteonen aufgebaut.

Übersicht über die Entwicklung von Femur, Tibia, Fibula und Humerus

Querschnittshöhe 2, proximales Viertel (Abb. 1 und 2)

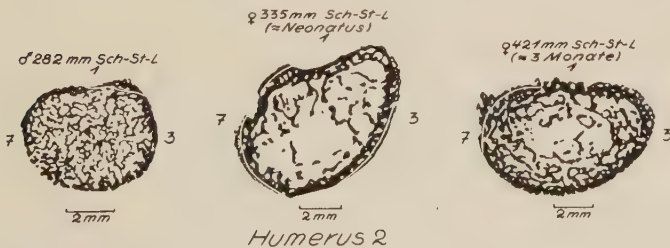
Die Querschnittshöhe 2 von Femur, Tibia, Fibula und Humerus ist in der Fetalzeit fast ausschließlich aus Knorpel oder enchondral gebildetem Knochen aufgebaut. Periostaler Knochen fehlt entweder ganz oder beschränkt sich auf wenige Gebiete des Umfanges, so daß eine geschlossene periostale Manschette im allgemeinen vermißt wird. Die Markhöhle ist erst zur Zeit der Geburt gut ausgeprägt.

♀ 335 mm Sch-St-L
(≈ Neonatus)



Fibula 2

Abb. 1. Darstellung des Fibulaquerschnittes 2 des Feten von 335 mm SSL.



Humerus 2

Abb. 2. Darstellung der Balkchenverteilung in der Querschnittshöhe 2 des Humerus.

Der Fet von 34 mm SSL zeigt an Femur und Tibia den Beginn einer periostalen Osteogenese in der Form einer Umwandlung eines syncytialen Verbandes. Erst bei dem Fet von 74 mm SSL beginnt auch an Fibula und Humerus eine periostale Knochenbildung. Bei dem Stadium von 105 mm SSL erfolgt allgemein eine stärkere

enchondrale Verknöcherung. Der entstandene Knochen zeigt ein so starkes Wachstum, daß der periostale demgegenüber relativ zurücktritt. Innerhalb des enchondralen Bereiches sind reichlich Riesenzellen anzutreffen, die neben Osteoblasten auch in der encoche d'ossification vorhanden sind. Die in dem enchondralen Knochen eingeschlossenen Knorpelreste verschwinden erst bei 335 mm SSL, sind aber z. T. noch beim 3-Monate-Kind nachweisbar.

Die periostale Osteogenese beschränkt sich zunächst auf die Bildung einer ersten Schale, auf die sich erst bei dem Fet von 282 mm SSL wenige radiäre und tangentielle Bälkchen auflagern. Von dem Stadium von 247 mm SSL an erfolgt die periostale Knochenbildung durch Osteoblasten, von 282 mm an mit Vorbildung von Fasern. Beim Neugeborenen setzt eine stärkere periostale Osteogenese ein.

Die ersten aus Kollagenfasern aufgebauten Strukturen treten bei den einzelnen Skelettstücken zu sehr unterschiedlichen Zeitpunkten auf. Der früheste Termin liegt bei 247 mm SSL (Tibia), der späteste beim 3-Monate-Kind (Femur). In der Tibia erscheinen bei 282 mm SSL im enchondralen Knochen Faserfilzbezirke. Bei der Fibula sind beim Neugeborenen Osteone, beim 3-Monate-Kind Osteone und Tangentiallamellen im enchondralen Knochen vorhanden.

Das periostale Bälkchenwerk von Femur, Humerus und Fibula ist äußerst spärlich. Beim Humerus ist es nur volar und dorsal ausgebildet (Abb. 2). Die Fibula zeigt beim Neugeborenen einzelne Neuauflagerungen fibular und von dorsal nach tibial (Abb. 1). Bei der Tibia erfolgt ein periostaler Anbau besonders ulnar und volar.

Querschnittshöhe 4, 2. Viertel (Abb. 3, 4, 5 und 6)

Die Entwicklung der Querschnittshöhe 4 zeigt an allen Skelettstücken schon bei 34 mm SSL eine periostale Knochenbildung. Es wird eine dem Knorpel anliegende Schale gebildet, auf die sich teilweise radiäre Bälkchen auflagern. Dieser Knochen entsteht bei Tibia und Fibula allein durch Umwandlung eines syncytialen Verbandes (Bildungsmodus A), bei Femur und Humerus zusätzlich durch die Tätigkeit von Osteoblasten (Bildungsmodus B). Der Knorpel ist noch unverändert. Die Bildung einer Markhöhle und die diaphysäre chondrale Osteogenese beginnt erst im Stadium von 58 mm SSL. Der periostale Knochen entsteht zu diesem Zeitpunkt nur noch durch Osteoblasten. Dabei entwickelt sich bis 74 mm SSL

ein ausgedehntes Bälkchenwerk aus radiären und tangentialen Balken. Die Abgrenzung durch die peri-enchondrale Grenze gegenüber dem chondralen Bereich ist scharf ausgeprägt. Der Knochen wächst nun durch Verdickung der Bälkchen und periostale Auflagerungen, die sich im allgemeinen nicht gleichmäßig über den Umfang verteilen. Dabei wechseln während der verschiedenen Entwicklungsstadien die Zentren besonders starker Apposition. Außer der Knochenbildung durch Osteoblasten tritt zu diesem Zeitpunkt (etwa 172 mm SSL) auch diejenige mit Vorbildung von präkollagenen, etwas später von kollagenen Fasern auf. Das Dickenwachstum der Bälkchen führt zu einem flächenmäßigen Zusammenschluß des Knochens mit Verkleinerung der zentral gelegenen Hohlräume. Zwischen den in der Peripherie neu gebildeten Bälkchen liegen weiterhin große intertrabekuläre Spalten. Der Zusammenschluß zu

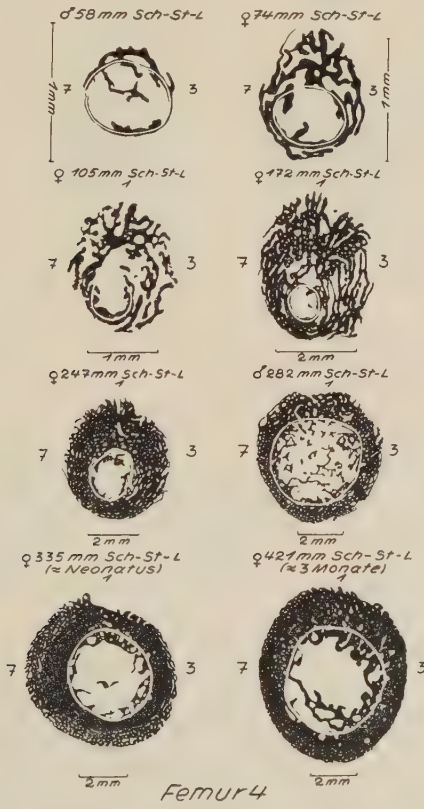


Abb. 3. Darstellung der Bälkchenverteilung in der Querschnittshöhe 4 des Femur.

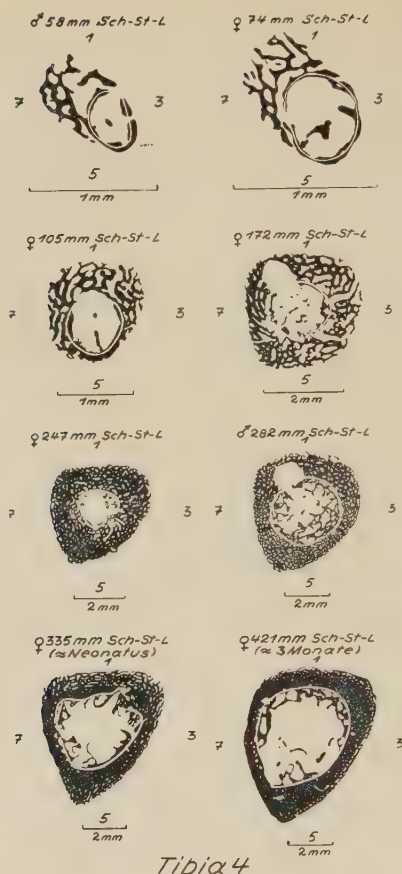


Abb. 4. Darstellung der Bälkchenverteilung in der Querschnittshöhe 4 der Tibia.

kompaktem Knochen dauert bis zur Geburt an. Auch im chondralen Bereich erfolgt ein Dickenwachstum der Bälkchen, das z. T. (Humerus, Abb. 6) beim 3-Monate-Kind zu einer ausgedehnten Besetzung des Querschnittes mit chondralem Knochen führt. Die peri-enchondrale Grenze wird am Ende der Fetalzeit immer undeutlicher.

Bei dem Feten von 172 mm SSL treten zellfreie Verdichtungen um Gefäßkanäle auf. Polarisationsoptisch sind die Anfänge einer Osteon- und Tangentiallamellenbildung besonders im chondralen Bereich zu beobachten. Im periostalen Teil überwiegen Faserfilzbezirke, die z. T. als Faserfilzosteone erscheinen. Bei den untersuchten Stadien von 282–335 mm SSL kommt es zur Bildung



Abb. 5. Darstellung der Balkchenverteilung in der Querschnittshöhe 4 der Fibula.

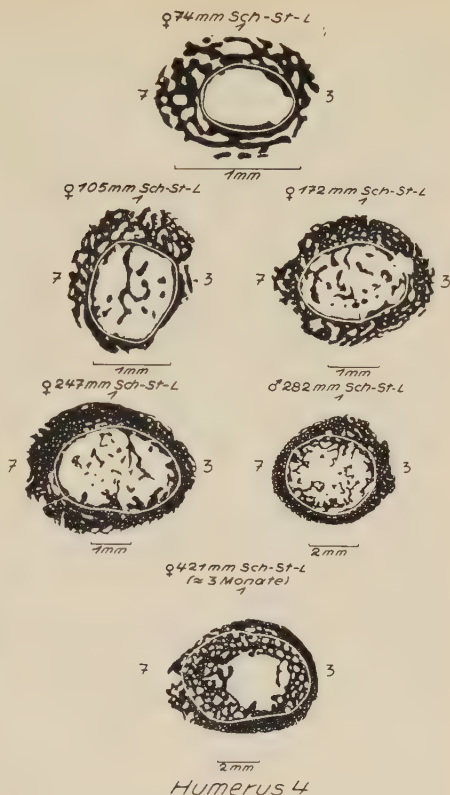


Abb. 6. Darstellung der Balkchenverteilung in der Querschnittshöhe 4 des Humerus.

lamellärer periostaler Osteone und Tangentiallamellen. Beim Femur des 3-Monats-Kindes werden durch periostale Knochenbildung Kleinstosteone (Modus E) gebildet.

Die Ausgestaltung des Querschnittes findet beim Femur zunächst durch starke periostale Apposition im dorsalen Bereich bei kleiner exzentrisch gelegener Markhöhle statt (Abb. 3). Von dem Feten von 282 mm SSL an kommt es dann unter Weitung der Markhöhle zu einer Abrundung des Querschnittes. Die Tibia zeigt in den frühen Stadien auf der fibularen und dorsalen Seite einen starken periostalen Anbau. In der weiteren Entwicklung greift die Anlagerung auf die tibiale vordere Seite über. So ist dann bei dem Fet von 247 mm SSL die typische Dreiecksform des Querschnittes entstanden (Abb. 4). Unter Beibehaltung dieser Form vergrößert sich der Querschnitt mit Erweiterung der Markhöhle.

Das Bild der Fibula-Querschnitte wechselt sehr (Abb. 5). Auf der zunächst am ganzen Umfang annähernd gleich starken periostalen Knochenschale werden tibial und fibular Bälkchen angebaut, bei den Feten von 172 und 247 mm SSL dann besonders tibial und an der Streckseite und im Stadium von 282 mm SSL vorn und fibular. Die dreieckige Form wird beim Neugeborenen und 3-Monate-Kind durch allseitig gleichmäßige Anlagerungen in eine viereckige umgewandelt.

Das querovale Querschnittsbild des Humerus findet sich schon bei dem Feten von 74 mm SSL und bleibt im wesentlichen durch mehr oder weniger gleichmäßigen periostalen Anbau bestehen. Nur bei dem Feten von 105 mm SSL scheint die Form durch verstärkten dorsalen Anbau längs-oval verändert (Abb. 6).

Querschnittshöhe 7, 3. Viertel (Abb. 7, 8, 9, 10 und 11)

Alle 4 Knochen zeigen bereits bei dem Feten von 34 mm SSL periostalen Knochen, der den unveränderten oder nur wenig umgewandelten Knorpel in Form einer einfachen Schale umgibt. Diese periostale Schale wird durch Umwandlung eines syncytialen Verbandes, z. T. jedoch auch durch Osteoblasten gebildet. An verschie-

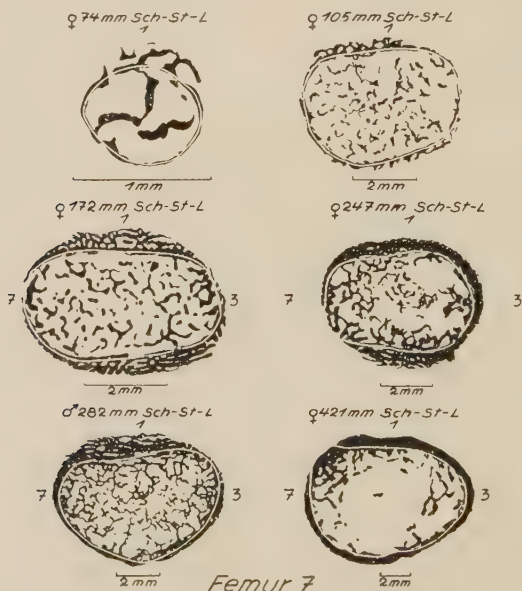


Abb. 7. Darstellung der Bälkchenverteilung in der Querschnittshöhe 7 des Femur.



Abb. 8. Darstellung der Bälkchenverteilung in der Querschnittshöhe 7 der Tibia.

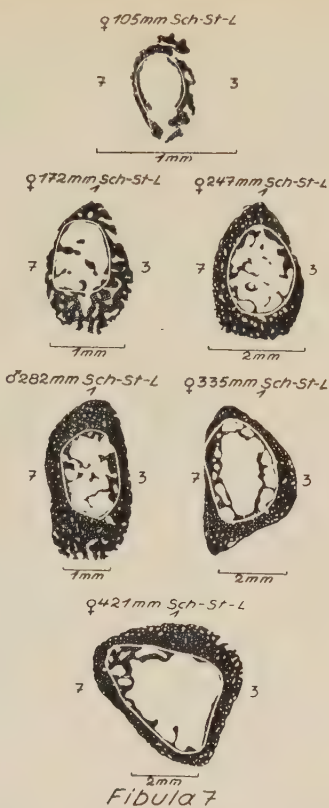


Abb. 9. Darstellung der Bälkchenverteilung in der Querschnittshöhe 7 der Fibula.

denen Stellen erfolgt ein Einbruch periostalen Gewebes in den Knorpel. Nur in einem Fall (Humerus) ist der Knorpel schon der sog. primären Markhöhle gewichen. Im allgemeinen erfolgt die Markraumbildung und die Entwicklung diaphysären chondralen Knochens erst im Stadium von 74 mm SSL, während der periostale Knochen sich gleichzeitig durch trabekuläre Auflagerungen vermehrt. In der weiteren Entwicklung nimmt die Masse des diaphysären chondralen Knochens bei Verstärkung des periostalen Bälkchenwerkes erheblich zu und zeigt bei dem Föt von 105 mm SSL z. T. nur eine geringe periostale Bedeckung. Die chondralen Bälkchen erscheinen eigentümlich geschwollen. Bei den Feten von 172 bis 247 mm SSL wird der periostale Knochen in allen Querschnitten mit Ausnahme des Humerus auseinandergedrängt, so daß das chondrale Material frei unter dem Periost liegt (Aplastische oder



Abb. 10. Darstellung der Bälkchenverteilung in der Querschnittshöhe 7 des Humerus.

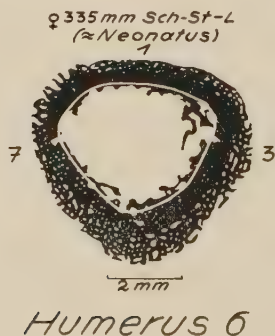


Abb. 11. Humerusquerschnitt 6 des Feten von 335 mm SSL.

Resorptionsflächen = freie chondrale Flächen). In dieser Fetalperiode beginnt der periostale Knochen sich flächenmäßig durch erhebliches Dickenwachstum der Bälkchen zusammenzuschließen. Die zunächst weiten intertrabekulären Spalten verkleinern sich besonders im zentralen Querschnittsanteil, während in der Peri-

pherie durch Anlagerung radiärer und zirkulärer Bälkchen neue weite Spalten entstehen. Die periostale Osteogenese erfolgt jetzt unter Vorbildung von Fasern. Die Histogenese führt zur Ausbildung zelloser Verdichtungen um Gefäßkanäle. Bei einem Teil der Knochen sind polarisationsoptisch tangentielle Streifen, Faserfilzbezirke und Faserfilzosteone festzustellen. Die peri-enchondrale Grenze ist gut ausgebildet. Im folgenden kommt es durch die Tätigkeit von Osteoblasten zur Bedeckung der freien chondralen Flächen mit periostalem Knochen. Die im chondralen Knochen eingeschlossenen Knorpelreste sind fast vollständig verschwunden. Die periostale trabekuläre Neubildung tritt immer mehr zurück. Es bildet sich kompakter Knochen unter weiterer Verkleinerung der Hohlräume.

In dem Stadium von 282 mm SSL beginnt offensichtlich eine Reifung der Fasern im periostalen Knochen. Beim Neugeborenen sind zuerst Tangentiallamellen und Osteone im chondral gebildeten Knochen zu beobachten. Jedoch kommt es bis zum 3-Monate-Kind noch nicht zur Ausbildung von Osteonen mit lamellärer Wand.

Der Femur weist in den frühen Entwicklungsstadien nur dorsal eine stärkere periostale Bälkchenbildung auf, die vom Stadium von 172 mm SSL an durch eine Neubildung an der Streckseite ergänzt wird (Abb. 7). Tibial und fibular sind die Anlagerungen in allen Stadien gering. Der zunächst spärliche periostale Knochen der Tibia wird bei dem Fet von 105 mm SSL durch reichlichen Knochenanbau vermehrt, der von tibial über ventral nach fibular reicht (Abb. 8). Schon bei dem Fet von 172 mm SSL wird die endgültige dreieckige Querschnittsform erreicht, wobei aber erst beim 3-Monate-Kind der dorsal gelegene Knochenanteil stärker wird. Die Fibula erscheint wieder sehr vielgestaltig (Abb. 9). Die Bälkchenbildung erfolgt vorwiegend dorsal, tibial und vorn. Nur bei den Feten von 247 und 282 mm SSL tritt eine stärkere fibulare Anlagerung in Erscheinung. Die volare Wand des ovalen Querschnittes des Humerus ist bei den Stadien von 105 mm SSL bei annähernd gleich breiten Bälkchen stärker als die dorsale. Erst das 3-Monate-Kind weist eine dorsal und volar gleich dicke Wand auf (Abb. 10 und 11).

Querschnittshöhe 8, distales Viertel (Abb. 12, 13 und 14)

Die Querschnittshöhe 8 besteht überwiegend aus enchondralem Knochen. Im Stadium von 34 mm SSL erhalten Tibia, Fibula und

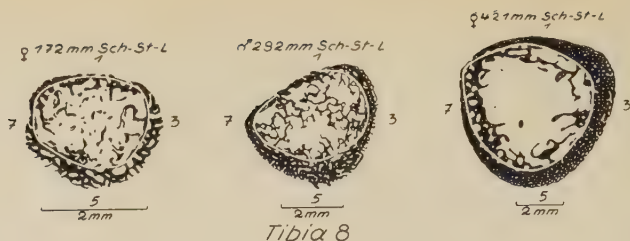


Abb. 12. Darstellung der Bälkchenverteilung in der Querschnittshöhe 8 der Tibia.

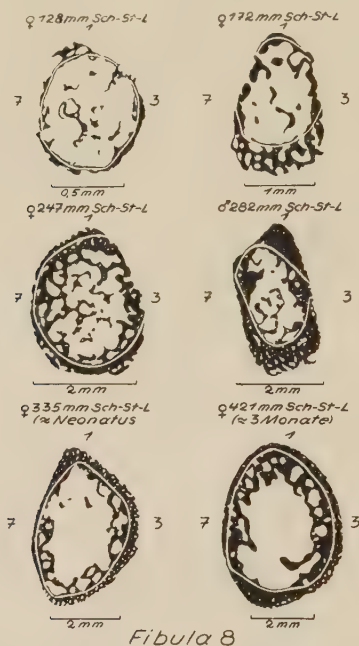


Abb. 13. Darstellung der Bälkchenverteilung in der Querschnittshöhe 8 der Fibula.

Humerus schon eine schmale, erste periostale Schale durch Umwandlung eines syncytialen Verbandes. Die enchondrale Osteogenese ist bereits im Gange oder beginnt im Stadium von 74 mm SSL, ausgenommen den Femur, der bis zu dem Feten von 128 mm SSL nur Knorpel mit beginnender periostaler Osteogenese aufweist. An die erste periostale Schale werden zunächst nur kurze radiäre Zapfen angelagert. Erst von 128 mm SSL an wird die Trabekelbildung reichlicher. Bei allen 4 Skelettstücken setzt gleichzeitig mit der periostalen Apposition eine starke chondrale Knochenbildung ein, die das umgebende periostale Material auseinander-

drängt und damit direkt mit dem Periost als freie chondrale Fläche in Berührung tritt. Dabei ist der Zeitpunkt des Auftretens der sog. freien chondralen Fläche für die einzelnen Skelettstücke etwas verschieden (128–282 mm SSL). Vereinzelt findet man in dem chondralen Maschenwerk Riesenzellen. Die Verdickung der periostalen Schale und die Bildung neuer periostaler Bälkchen erfolgt im Stadium von 105 mm SSL durch Osteoblasten, ab 247 mm SSL unter Vorbildung von Fasern. Zu diesem Zeitpunkt und späterhin sind Osteoblasten nur noch an den freien chondralen Flächen anzutreffen.

Der periostale Querschnittsteil zeigt jetzt auch ein Dickenwachstum der einzelnen Bälkchen. Dieses führt von dem Stadium von 282 mm SSL an zu einem flächenmäßigen Zusammenschluß zu kompaktem Knochen, verbunden mit einer Verkleinerung der intertrabekulären Spalten zu Haversschen Kanälen. Die periostale Knochenbildung, die bei 282 mm SSL einsetzt, führt bis zum Neu-

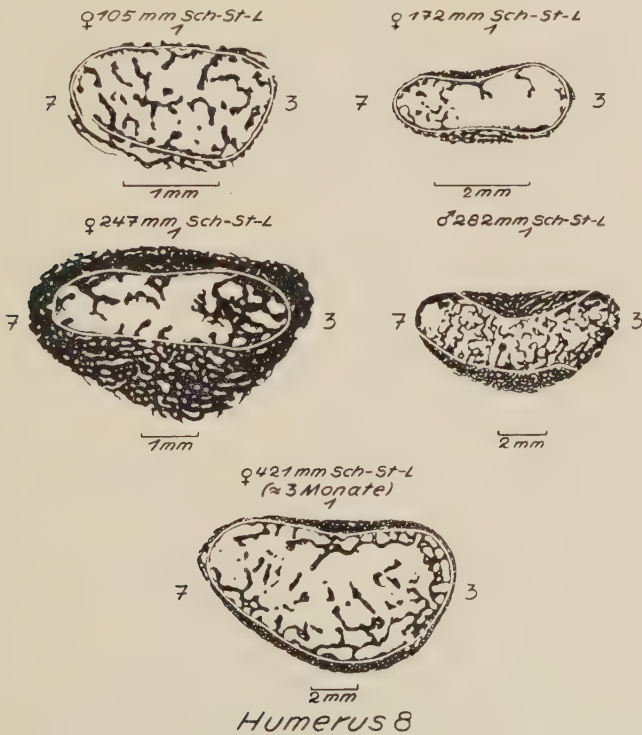


Abb. 14. Darstellung der Bälkchenverteilung in der Querschnittshöhe 8 des Humerus.

geborenen zu einer periostalen Deckung der freien chondralen Flächen. Beim 3-Monate-Kind vergrößert sich der Querschnitt unter gleichzeitiger Verdickung und Zusammenschluß der Bälkchen zu kompaktem Knochen.

Die besonders polarisationsoptisch klar erkennbare Differenzierung des Knochengewebes setzt etwa bei 172 mm SSL ein. Zunächst findet sich nur eine Granulierung vor allem im chondralen Knochen. In einigen Querschnitten der untersuchten Knochen treten aber schon bei 247 mm SSL die ersten tangentialen Kollagenfaserstreifen auf. Beim Neugeborenen erscheinen in den älteren Gewebsanteilen der Knochen Faserfilzbezirke und einzelne kleine Faserfilzosteone. Beim 3-Monate-Kind sind dann z. T. periostale Tangentiallamellen und periostale Kleinstosteone (Gewebe h) vorhanden.

Das spärliche periostale Bälkchenwerk des Femur zeigt in allen Entwicklungsstadien nur dorsal und ventral eine geringe Vermehrung. Auch bei der Tibia finden sich nur geringe periostale Neubildungen, die beim Neugeborenen und 3-Monate-Kind dorsal, tibial und vorn reichlicher werden (Abb. 12). Die Fibula weist an der Streckseite stärkere Bälkchenbildung auf (Abb. 13). Auf der tibialen und fibularen Seite ist kaum periostales Material vorhanden. Die Anbauggebiete des Humerus liegen bei querovalen Querschnitt dorsal und besonders volar (Abb. 14).

Übersicht über die Entwicklung von Radius und Ulna

Radius und Ulna zeigen in der Querschnittsentwicklung gegenüber den anderen untersuchten Skelettstücken eine Reihe von Besonderheiten. Infolge der konstruktiven Koppelung beider Knochen im Unterarm ist der Entwicklungsablauf bei beiden annähernd gleich. In der Abfolge der Osteogeneseformen und der Histogenese des Knochengewebes bestehen dagegen gegenüber den übrigen Knochen keine Unterschiede.

Radius: Proximales Viertel, Querschnittshöhe 2 (Abb. 15)

Der Querschnitt zeigt beim Fet von 172 mm SSL über einem spärlichen chondralen Bälkchenwerk eine periostale Spange, die durch kurze radiäre und tangentiale Bälkchen an der volaren Seite weitergebaut wird. Erst beim Neugeborenen schließen sich diese

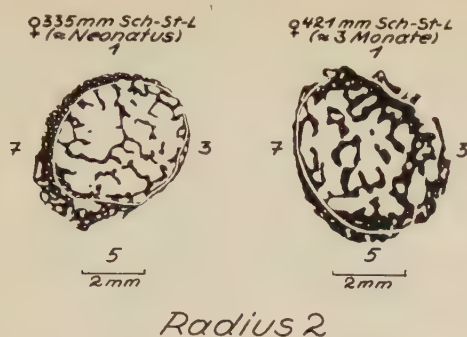


Abb. 15. Darstellung der Bälkchenverteilung in der Querschnittshöhe 2 des Radius.

Bälkchen zusammen. Die übrigen periostalen Anteile erscheinen verdickt, aber nicht wesentlich vermehrt.

Entsprechend dieser Querschnittsentwicklung erfolgt der Übergang zur Osteogenese unter Vorbildung von Fasern erst beim Neugeborenen.

Radius: Querschnittshöhe 4, 2. Viertel (Abb. 16)

Der Fet von 34 mm SSL zeigt in der Querschnittshöhe 4 neben einer ersten und zweiten periostalen Schale schon eine primäre Markhöhle. Die Querschnittsformen in den einander folgenden Entwicklungsstadien bilden bei Radius und Ulna im Gegensatz zu den bisher dargestellten Skelettstücken keine fortlaufende morphologische Reihe. In der Querschnittshöhe 4 des Radius müssen während der Fetalentwicklung mindestens 5 morphologische Gruppen unterschieden werden, die besonders in der Verteilung des periostalen Knochens voneinander abweichen. Eine sehr ähnliche Querschnittsgestaltung weisen die beiden Stadien von 58 und 74 mm SSL auf. Dem spärlichen chondralen Knochen werden ulnar reichlich periostale Bälkchen angelagert. Dagegen erfolgt die periostale Neubildung bei 105 mm SSL vor allem volar; die Markhöhle liegt dorsal. Eine fast einheitliche Entwicklungsreihe bilden die Feten von 172, 247 und 282 mm SSL. Der periostale Knochen ist nach radial, die Markhöhle exzentrisch nach ulnar verlagert. Bei 247 und 282 mm SSL stößt der chondrale Knochen ulnar mit einer freien Fläche an das Periost. Wieder ein anderes Bild weist der Radius des Neugeborenen auf. Die konzentrisch gelegene Markhöhle wird von einem periostalen Ring umgeben, der nur volar-radial stärkere



Abb. 16. Darstellung der Bälkchenverteilung in der Querschnittshöhe 4 des Radius.

Neubildung zeigt. Im Gegensatz zu den beiden vorherigen Entwicklungsstadien ist der Knochen nur geringfügig zu kompaktem Knochen zusammengeschlossen. Das 3-Monate-Kind schließlich zeigt fast nur ein chondrales Bälkchenwerk, das allein dorsal eine geringe periostale Bedeckung hat.

Im Gegensatz zu der sehr unterschiedlichen Querschnittsgestaltung treten die einzelnen Osteogeneseformen in denselben Entwicklungsstadien auf, wie sie für Femur, Tibia, Fibula und Humerus beschrieben wurden. Bei 34 mm SSL findet die Osteogenese durch Umwandlung eines syncytialen Verbandes statt, von 58 mm SSL an durch Osteoblasten, von 282 mm SSL an über die Vorbildung präkollagener Fasern.

Radius: Querschnittshöhe 7, 3. Viertel (Abb. 17)

Diese Querschnittshöhe zeigt fast in jedem Fetalalter ein eigenes Bild. Nur die beiden Feten von 247 und 282 mm SSL weisen eine ähnliche Ausgestaltung des entsprechenden Querschnittes auf.

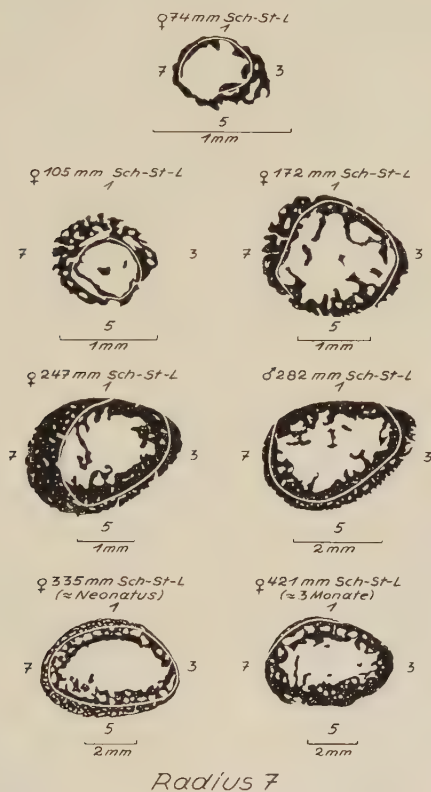


Abb. 17. Darstellung der Bälkchenverteilung in der Querschnittshöhe 7 des Radius.

Beim Feten von 34 mm SSL finden sich auf den beiden ersten periostalen Schalen bereits radiäre Zapfen. Beim Feten von 58 mm SSL findet sich auf der ulnaren und volaren Seite des Querschnittes eine 3. Schale. In dem Stadium von 74 mm SSL werden einem geschlossenen periostalen Ring ulnar dicke Bälkchen angelagert, während die Knochenbildung bei dem Fet von 105 mm SSL auf der ulnaren Querschnittsseite sistiert. Dafür ist das Bälkchenwerk dorsal stark ausgeprägt. Bei dem Feten von 172 mm SSL wird der periostale Knochen radial stärker weitergebaut, dorsal dagegen ist

die Bedeckung nur gering, volar stößt der chondrale Knochen mit einer freien Fläche an das Periost. Ein anderes Bild zeigen die Feten von 247 und 282 mm SSL: Freie chondrale Flächen finden sich auf der dorsalen Seite des Radius. Der chondrale Knochen erscheint flächenmäßig zu kompaktem Knochen zusammengeschlossen. Es entsteht nur wenig periostaler Knochen. Das Stadium des Neugeborenen hat eine geschlossene periostale Manschette mit Trabekelbildung auf der dorsalen und volaren Seite. Im Gegensatz zu den beiden vorherigen Stadien weist der chondrale Knochen noch weite Hohlräume auf. Der querovale Querschnitt besteht beim 3-Monate-Kind fast nur aus chondralem Knochen. Eine schmale periostale Bedeckung reicht von radial nach dorsal.

Ähnlich wie bei den anderen großen Röhrenknochen erfolgt die Osteogenese bei 34 mm SSL durch Umwandlung eines syncytialen Verbandes und durch Osteoblasten. Bei 172 mm SSL kommt es zur Vorbildung präkollagener Fasern.

Radius: Querschnittshöhe 8, distales Viertel (Abb. 18)

Bei dem Feten von 105 mm SSL ist ein reichlich entwickeltes chondrales Bälkchenwerk anzutreffen, das mit Ausnahme der radialen Seite von einer dünnen Schale periostalen Knochens gedeckt ist. Die chondralen Knochenbälkchen sind bei den Feten von 172 und 247 mm SSL dicker, aber an Zahl vermindert; sie stehen volar und dorsal mit dem Periost in Verbindung. Die periostale Bedeckung ist besonders auf der radialen Seite umfangreich. Bei dem Feten von 282 mm SSL dagegen ist die periostale Anlagerung gleichmäßiger; sie tritt besonders volar hervor. Der Radius-Querschnitt des Neugeborenen zeigt nur dorsal ein periostales Bälkchenwerk auf chon-

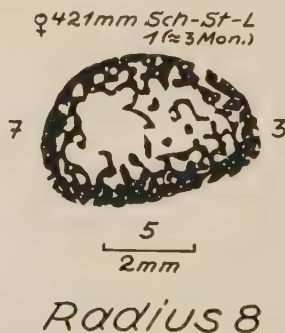


Abb. 18. Radiusquerschnitt 8 des 3-Monate-Kindes.

dralem Knochen. Die peripheren Teile des chondralen Knochens haben sich flächenmäßig zusammengeschlossen.

Bei dem Feten von 172 mm SSL treten zuerst Osteoblasten auf, von 335 mm SSL an vollzieht sich die Osteogenese über die Vorbildung präkollagener Fasern.

Ulna: Querschnittshöhe 2, proximales Viertel
(Abb. 19)

Die Markhöhle ist beim 105-mm-Fetus von groben chondralen Knochenbälkchen angefüllt. Die periostale Schale wird dorsal durch einige grobe Bälkchen vergrößert. Bei dem Feten von 172 mm SSL findet radial eine besonders lebhafte Anlagerung statt. Dagegen zeigt der Fet von 282 mm SSL auch dorsal ein grobes periostales Bälkchenwerk. In den übrigen Anteilen des Umfanges werden die kräftigen chondralen Bälkchen nur von einer dünnen periostalen Spange gedeckt. Beim Neugeborenen ist radial der flächenmäßige Zusammenschluß fast vollendet, während sich beim 3-Monate-Kind ulnar eine geschlossene Knochenfläche ausgebildet hat.

Bei dem Fet von 105 mm SSL treten Osteoblasten auf, die Vorbildung präkollagener Fasern erfolgt von 282 mm SSL an.

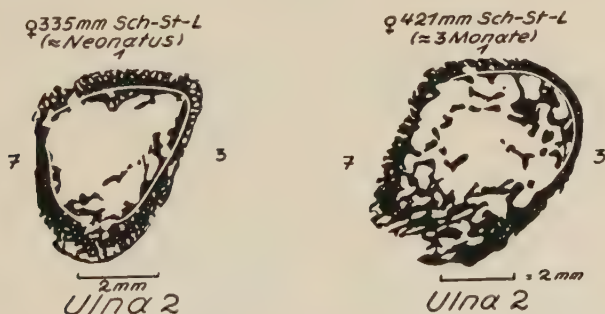


Abb. 19. Darstellung der Bälkchenverteilung in der Querschnittshöhe 2 der Ulna.

Ulna: Querschnittshöhe 4, 2. Viertel (Abb. 20)

Beim Fetus von 34 mm SSL findet sich ein Aufbau des Querschnitts aus zwei periostalen Schalen, die durch Umwandlung eines syncytialen Verbandes entstanden sind. In der folgenden Querschnittsausgestaltung lassen sich 6 Entwicklungsgruppen erkennen. Bei dem Feten von 58 mm SSL hat sich eine spitz-ovale Querschnittsform ausgebildet, auf die im Stadium von 74 mm SSL



Abb. 20. Darstellung der Bälkchenverteilung in der Querschnittshöhe 4 der Ulna.

dorsal-ulnar, von 105 mm SSL dagegen ulnar-volar reichlich periostales Bälkchenwerk aufgelagert wird. Bei den Feten von 172, 247 und 282 mm SSL liegt ein ganz anderes Erscheinungsbild vor. Der periostale Knochen ist nach radial, die Markhöhle exzentrisch nach ulnar verlagert. Vom Stadium von 247 mm SSL an schließen sich die periostalen Bälkchen zu kompaktem Knochen zusammen. Der chondrale Knochen ist nur spärlich entwickelt. Dagegen zeigt das Stadium des Neugeborenen zahlreiche grobe Bälkchen chondralen Knochens, die in die Markhöhle vorspringen. Der geschlossene periostale Knochenring ist dorsal und volar besonders dick. Beim 3-Monate-Kind hingegen ist dorsal nur wenig periostaler Knochen vorhanden. Dafür finden sich radial und volar Neubildungen von Bälkchen.

Die Osteogeneseformen treten wie bei den anderen großen Röhrenknochen in den entsprechenden Entwicklungsstadien auf. Im Stadium von 58 mm SSL erfolgt die Knochenbildung über Osteoblasten, von 282 mm SSL an über die Vorbildung präkollagener Fasern.

Ulna: Querschnittshöhe 7, 3. Viertel (Abb. 21)

Das Strukturbild der Querschnittshöhe 7 ist ebenfalls sehr wechselnd. Beim Feten von 34 mm SSL findet sich eine einfache periostale Schale. Im Stadium von 58 mm SSL sind dieser Schale einige plumpe Bälkchen angelagert. Der Fet von 74 mm SSL weist eine reichliche Knochenbildung besonders in der volaren Querschnittshälfte auf. Dagegen zeigen die folgenden 3 Stadien, die eine einheitliche Entwicklungsreihe bilden, ein anderes Aussehen. Der periostale Knochen liegt überwiegend auf der radialen Querschnittsseite, auf der auch eine Neubildung von Knochen stattfindet. Das Stadium des Feten von 282 mm SSL zeigt einen ovalen Querschnitt, der fast ausschließlich von chondralem Knochen bestritten wird. Mit Ausnahme der ulnaren Seite wird dieser Knochen von einer dünnen periostalen Schicht bedeckt. Die Querschnittsbilder der Entwicklungsstadien des Neugeborenen und des 3-Monate-



Abb. 21. Darstellung der Bälkchenverteilung in der Querschnittshöhe 7 der Ulna.

Kindes schließlich weisen ein grobes Balkenwerk auf. Während beim Neugeborenen chondraler und periostaler Knochen das Balkenwerk aufbauen, wird es beim 3-Monate-Kind fast nur aus chondralem Material gebildet. Nur auf der radialen Seite wird der chondrale Knochen von einer periostalen Kappe gedeckt.

Die Osteogenese erfolgt bei dem Fet von 34 mm SSL durch Umwandlung eines syncytialen Verbandes, bei 58 mm SSL treten Osteoblasten auf. Vom Stadium von 172 mm SSL an entsteht der Knochen über die Vorbildung präkollagener Fasern.

Ulna: Querschnittshöhe 8, distales Viertel (Abb. 22)

Bei dem Fet von 105 mm SSL besteht der Schnitt aus Knorpel, an dessen Oberfläche sich eine dünne periostale Schale bildet. Im Stadium von 172 und 247 mm SSL ist diese Schale radial und dorsal etwas dicker. Dagegen findet beim Feten von 282 mm SSL an der ganzen Peripherie eine lebhaft periostale Anlagerung statt. Beim 3-Monate-Kind besteht der Querschnitt aus einem groben chondralen Bälkchenwerk mit Resten von Knorpelgrundsubstanz, das vom Periost aus weitergebaut wird.

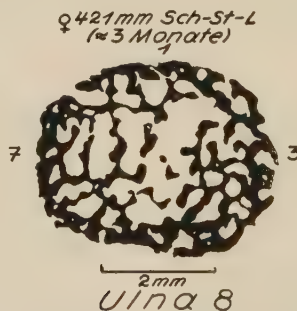


Abb. 22. Ulnaquerschnitt 8 des 3-Monate-Kindes.

Die Bildung der periostalen Schale erfolgt bei dem Feten von 105 mm SSL durch Umwandlung eines syncytialen Verbandes. Erst bei dem Fet von 172 mm SSL erfolgt die Osteogenese durch Osteoblasten, aber schon bei dem von 247 mm SSL kommt es zur Vorbildung präkollagener Fasern.

Die Querschnittsentwicklung bei Periostitis ossificans syphilitica (Fet von 323 mm SSL) (Abb. 23 und 24)

Die Befunde an Feten mit voraussichtlich normal entwickeltem Knochen-system werden nunmehr mit den Erhebungen bei einem Fall von Periostitis

ossificans syphilitica verglichen, um an einem Beispiel festzustellen, inwiefern bzw. an welchen Punkten die syphilitische Erkrankung die normale Knochenbildung stört.

Park (1954) hat bei der kongenitalen Syphilis eine Dissoziation der Wachstumsaktivität zwischen Knorpelzellen und Osteoblasten festgestellt. Nun konnte Knese (1956b) an dem von uns gemeinsam untersuchten Feten von 323 mm SSL zeigen, daß die Vorbildung der Fasern wahrscheinlich nicht oder unwesentlich gestört ist. Dagegen kommt es nur in geringem Umfang zur Einmauerung dieser Fasern in Interfibrillärsubstanz. Dadurch entsteht der bekannte Mantel aus spinnwebartig feinen Bälkchen, die dem zentralen, annähernd normal entwickelten Bälkchenwerk aufliegen.

Von besonderem Interesse war die Frage, ob bei der Apposition des neuen Knochenmaterials gleichartige Verhältnisse wie bei den normalen Feten vorliegen oder ob auch eine Störung der Querschnittsentwicklung stattfindet. Diese Frage soll durch einen Vergleich mit dem Neugeborenen bzw. dem 3-Monate-Kind und dem Feten von 282 mm SSL beantwortet werden.

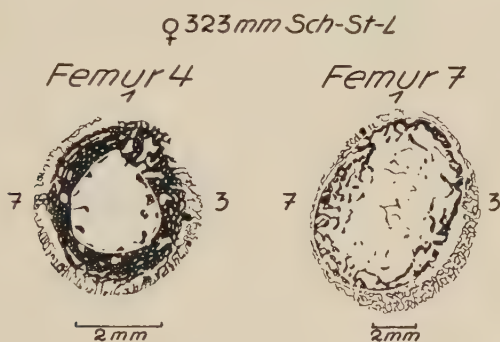


Abb. 23. Darstellung der Femurquerschnitte 4 und 7 des Feten von 323 mm SSL.

In der Querschnittshöhe 4 des Femur ist allen drei Individuen die runde Querschnittsform mit konzentrisch gelegener Markhöhle gemeinsam (Abb. 23 und 3). Der chondrale Knochen ist bei 282 mm SSL noch reichlich, bei 323 und 335 mm SSL dagegen spärlich vertreten; er ragt in Form grober Balken in die Markhöhle. Der periostale Knochen ist bei allen 3 Individuen vom chondralen durch eine gut ausgebildete peri-enchondrale Grenze getrennt. Er umgibt als ein kompakter, flächenmäßig zusammengeschlossener Ring den chondralen Teil. Nur im Bereich der Crista femoris zeigen sich große, radiär gestellte intertrabekuläre Spalten. Lange Fasern gehen von den einstrahlenden Sehnen in den Knochen über. Allen drei Knochen gemeinsam ist die Neubildung in der gesamten Peripherie durch Vorbildung präkollagener Fasern. Der Einbau dieser Fasern in den Knochen erfolgt jedoch, wie dargestellt, auf verschiedene Weise. Beim Feten von 323 mm SSL enthält das feine Maschenwerk von Bälkchen weite Spalträume. Die Trabekel stehen im Gegensatz zum normalen Knochen nur an einigen Stellen durch dünne

Ausläufer mit dem älteren kompakten Knochen in Verbindung. Im übrigen sind die peripheren Bälkchen durch einen Spaltraum von dem älteren getrennt. Hier wie in den intertrabekulären Spalten liegen reichlich Blutgefäße, Bindegewebszellen und Osteoblasten in lockerem Gefüge. Neben zarten Bälkchen können um die Faserbündel kleinste Knocheninseln mit einzelnen Zellen oder Zellgruppen vorkommen.

Ähnlich liegen die Verhältnisse in der Querschnittshöhe 7 des Femur (Abb. 23 und 7). Das Querschnittsbild von 323 mm SSL zeigt einen periostalen Knochenanteil, der im Gegensatz zu dem des 3-Monate-Kindes und des Feten von 282 mm SSL keinerlei Zeichen eines flächenmäßigen Zusammenschlusses zu kompaktem Knochen aufweist. Das periostale Bälkchenwerk hat kaum Verbindung mit dem chondralen Knochen. Wo sie besteht, gehen beide Knochen ohne Ausbildung einer peri-enchondralen Grenze unmittelbar ineinander über. Die peri-enchondrale Grenze wird im allgemeinen durch einen breiten Spaltraum ersetzt. Die Neubildung von Trabekeln beschränkt sich bei den Vergleichsindividuen auf die dorsale und ventrale Fläche. Beim Feten von 323 mm SSL erfolgt eine Apposition an der ganzen Knochenperipherie mit Bevorzugung der tibialen und ventralen Seite. In allen 3 Stadien spielt sich eine Vorbildung präkollagener Fasern ab. Beim Feten von 323 mm SSL sind aber auch noch Osteoblasten anzutreffen. Während in der Querschnittshöhe 4 des Femur durch die gleichmäßige Apposition am ganzen Umfang des Knochens Differenzen nicht aufzudecken sind, ergeben sich in der Querschnittshöhe 7 Verschiebungen in den Appositionsgebieten.

Ein gleichartiger Befund ist an der Tibia zu erheben (Abb. 24 und 4). Bei den normalen Individuen von 282 und 335 mm SSL überwiegt in der Querschnittshöhe 4 die Apposition auf der Facies posterior; sie ist geringer auf der Facies tibialis. Die gleichen Verhältnisse zeigt der Fet von 323 mm SSL sowohl bezüglich des Ortes der Ablagerung als auch ihrer Stärke. Im Gegensatz dazu weist in der Querschnittshöhe 7 der Fet von 323 mm SSL dorsal gegenüber 282 und 335 mm SSL eine stärkere Apposition auf (Abb. 24 und 8). Die geringe fibulare Apposition ist allen Feten gemeinsam.

Diese Befunde zeigen im Vergleich mit den anderen Knochenquerschnitten (Abb. 25, 26, 27, 28), daß in der Mitte der Diaphyse gleichartige Appositionsverhältnisse vorliegen, während am distalen Ende eine geringfügige

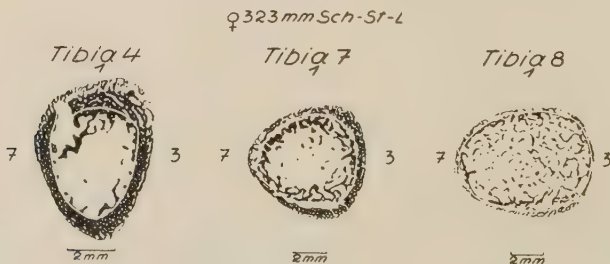


Abb. 24. Darstellung der Tibiaquerschnitte 4, 7 und 8 des Feten von 323 mm SSL.

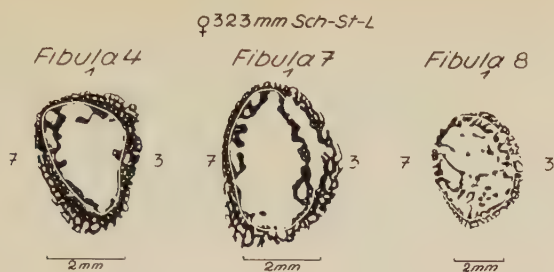


Abb. 25. Darstellung der Fibulaquerschnitte 4, 7 und 8 des Feten von 323 mm SSL.

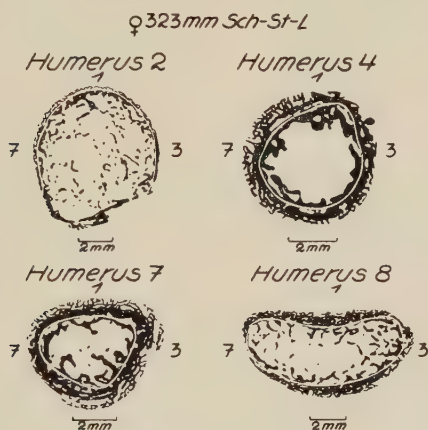


Abb. 26. Darstellung der Humerusquerschnitte 2, 4, 7 und 8 des Feten von 323 mm SSL.

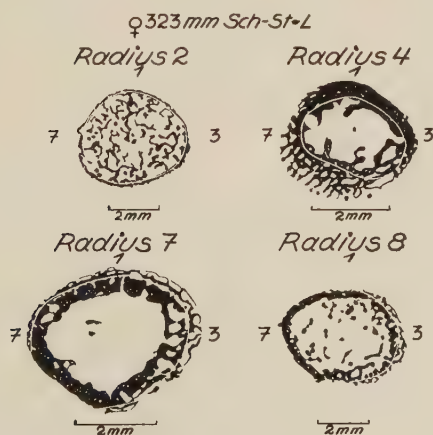


Abb. 27. Darstellung der Radiusquerschnitte 2, 4, 7 und 8 des Feten von 323 mm SSL.



Abb. 28. Darstellung der Ulnaquerschnitte 2, 4, 7 und 8 des Feten von 323 mm SSL.

Verschiebung der Appositionsgebiete stattfindet. Damit würde bei Periostitis ossificans syphilitica zum mindesten in bestimmten Bereichen der Skelettelemente nicht nur die Art der Knochenbildung gestört sein, sondern auch die Querschnittsentwicklung.

Diskussion

Unsere Schilderung (vgl. hierzu Tabelle 3) bestätigt, daß die verschiedenen Formen der Osteogenese sich lebenszeitlich am gleichen Knochenquerschnitt folgen. Weiterhin finden sich in gleichen Entwicklungsstadien in der Diaphysenmitte fortgeschrittenere Bildungsmodi, zu den Epiphysen hin noch frühere (vgl. Ertelt, 1955). Damit beherrscht ein doppeltes Prinzip, d. h., ein zeitliches und ein topographisches, die Abfolge der Knochenbildungsvorgänge. Weiterhin ist zu beachten, daß die Entwicklung der 6 untersuchten Knochen zwar weitgehend parallel abläuft, daß sich jedoch im zeitlichen Auftreten der einzelnen Verknöcherungsformen und in der Gewebedifferenzierung eine Reihe von Unterschieden ergeben.

Die Differenzierung des Knochengewebes muß in Beziehung zur Querschnittsentwicklung des Skelettstückes gesetzt werden. Jedoch ist die Abfolge der einzelnen Gewebeformen unabhängig von der Ausgestaltung des Querschnittsbildes. Die fortgeschrittenen Formen des Knochengewebes liegen dem Markraum nahe, so daß zum Periost hin ein Differenzierungsgefälle vorliegt. Die auf chondraler Grundlage gebildeten Querschnittsanteile eilen in ihrer Differenzierung den periostalen voran.

Es ist kurz zu begründen, warum die Untersuchung von Knochenquerschnitten in den Vordergrund gestellt wurde. Den reifen Knochen beherrscht als Struktur 3. Ordnung das Osteon. Früher wurde auseinandergesetzt (Knese, Voges und Ritschl, 1954), daß diese spezielle Lagerung der Kollagenfasern nur im Knochenquerschnitt zu erkennen ist. Bei einer Untersuchung der Strukturentwicklung müssen demgemäß Knochenquerschnitte herangezogen werden. Weiterhin ist zu berücksichtigen, daß der Knochen ein Organ ist, das durch äußere Kräfte beansprucht wird (Knese, 1955, 1956a). Diesen äußeren Kräften wirkt bei der Biegung die Querschnittsform durch ihr Widerstandsmoment entgegen (Knese, Hahne und Biermann, 1955). Es lag daher auch unter Gesichtspunkten der Festigkeitstheorie nahe, die Ausbildung der Querschnittsform zu verfolgen.

Die Querschnittsbilder zeigen eindeutig, daß bei manchen Knochen (Femur, Tibia, Humerus) homologe Querschnitte in der Bälkchenanordnung usw. eine morphologische Reihe bilden. Bei anderen (Radius, Ulna) ergeben sich derartige Reihen nur in bestimmten Altersbereichen. Die Fibulaquerschnitte sind ähnlich wie beim Erwachsenen (Kühn, 1933) ungewöhnlich formenmannigfaltig. Diese Ergebnisse könnten zur Überprüfung der Wachstumstheorien des Knochens herangezogen werden; davon sei jedoch zunächst abgesehen. Bei einer Reihe von Skelettelementen zeigt sich im Fetalleben eine fortlaufende Ausgestaltung der Querschnittsform. Die entstehende Querschnittsgestaltung ähnelt der des Erwachsenen weitgehend. Daher kann wohl angenommen werden, daß in dieser Ausgestaltung des Knochenquerschnittes ein fortlaufender Entwicklungsvorgang vorliegt. Bei anderen Knochen, Fibula, Radius und Ulna liegen Sonderverhältnisse vor, die noch diskutiert werden.

Im Säuglingsalter ist sowohl die Entwicklung der Querschnittsform als auch die der Knochenstruktur noch in vollem Fluß. Humerus und Tibia zeigen aber bereits die dreieckige Querschnittsform mit rundlicher Markhöhle, der besonders günstige Festigkeitseigenschaften zuerkannt wurde (Knese, Hahne und Biermann, 1955). Diese dreieckige Querschnittsform wurde durch Ausgestaltung eines ursprünglich rundlichen oder ovalen Querschnittes entwickelt. Bei den anderen Skelettelementen ist die Entwicklung der Querschnittsform noch nicht soweit vorgeschritten.

Tabelle 3

Tabellarische Übersicht über Histogenese-, Gewebeformen und Verteilung des chondralen sowie periostalen Knochens in den einzelnen Skelettelementen in den untersuchten Querschnittshöhen für die verschiedenen Entwicklungsstadien.
 Erklärung: Unter Neubildung von Bälkchen wird durch die Ziffern 1—8 (vgl. Material) der Ort der Bildung angegeben. Große Buchstaben: Art der Knochenbildung (vgl. Tabelle 1). Kleine Buchstaben: Form des Knochengewebes (vgl. Tabelle 2).

Periostaler Knochen				Chondraler Knochen		
SSL (mm)	Modus der Knochen- bildung	Neubildung von Bälkchen	Gewebeform	Knochenbildung und Verteilung der Bälkchen	Gewebeform	Bemerkungen
FEMUR-Querschnittshöhe 2						
34-105	A					
247	A			CB		außer A nur Knorpel große Anzahl von Riesen- zellen im enchondralen Knochen, bei 247 mm nur unter d. Periost i. d. en- coche d'ossific.
282	A + B			CB zentral		
323	B + CI		h	CB unmittelbar neben periostalem Knochen		Verschwinden des Knorpels
335		radiäre und tangential Bälkchen				
421	B, CI, CII			CC am Troch. minor	h	Knochenbildg. durch Me- taplasie in der Schaft- wand unterhalb des Troch. minor

Periostaler Knochen				Chondraler Knochen		
SSL (mm)	Modus der Knochen- bildung	Neubildung von Bälkchen	Gewebeform	Knochenbildung und Verteilung der Bälkchen	Gewebeform	Bemerkungen
FEMUR-Querschnittshöhe 4						
34	A + B	bei 1	a	unverändert Knorpel primäre Markhöhle		dichte Lagerung von Zellen i. d. Cr. fem. flächenmäßiger Zusammenschluß zartes peripheres Bälkchenwerk Verschwinden der dichtgelagerten Zellen bei 1 keine deutliche peri-chondrale Grenze
58	B					
74	B, CI (Cr. sta fem.)	1—3				
105		reichlich bei 1—4, wenig bei 5—6 bei 1 stärker als bei 5	h			
172	B, CI, CII (Cr. fem.)		c, h			
247			c (besonders zentral)			
282	CI	bei 5			Auftreten von h	
323						
335						
421	E	nur noch bei 1		bei 1 und 3	h	
FEMUR-Querschnittshöhe 7						
34	A			bei 2 und 8 Eindringen periostalen Gewebes		

Periostaler Knochen				Chondraler Knochen		
SSL (mm)	Modus der Knochen- bildung	Neubildung von Bälkchen	Gewebeform	Knochenbildung und Verteilung der Bälkchen	Gewebeform	Bemerkungen
74	B	wenig bei 1		CA		
105		reichlich bei 1,		reichlich chondrale		
172		wenig bei 5	ventral b,	Bälkchen		
		bei 1 und 5	dorsal d			
247	CI	bei 3	c	} bei 6 freie chondrale (Fläche	Auftreten von h	encoche d'ossification
282			d		h	zartes Bälkchenwerk
323	CI, teilw. B		h		h	teilweise strahlenartiger oder aus Faserfilzen auf- gebauter Knochen
421						
FEMUR-Querschnittshöhe 8						
34-128	A			unveränderter Knorpel		
172	B	reichlich bei 1 und 5	c	CB, bei 2 und 8 freie chondrale Fläche	h	
247	CI	bei 1	h	bei 2-4 und 6-8 freie chondrale Fläche	h	

Periostaler Knochen				Chondraler Knochen		
SSL (mm)	Modus der Knochen- bildung	Neubildung von Bälkchen	Gewebeform	Knochenbildung und Verteilung der Bälkchen	Gewebeform	Bemerkungen
323				bei 1 freie chondrale Fläche		Riesenzellen auf freien chondralen Flächen mit Vakuolen und granulärem Silberniederschlag; blut- bild. Markgew. bei 1 unter dem Periost
335	CII	flächenmäßiger Zusammenschluß bei 1 und 5	h	freie chondrale Fläche bei 3 und 7	h g	
421						
TIBIA-Querschnittshöhe 2						
34-74	A			unveränderter Knorpel CB und Blasenknorpel		Differenzierung in Faser- und Kambiumschicht
105	B	erste perichon- drale Schale				
247		3-6 und 6-7 periostale Schale	d	Osteoblasten und Riesenzellen auf en- chondralen Bälkchen	c + h	
282	B + C I	bei 5	h		h an peri-en- chondraler Grenze	bei 1 gehäuft Riesen- zellen in der Kambium- schicht

Periostaler Knochen				Chondraler Knochen		
SSL (mm)	Modus der Knochen- bildung	Neubildung von Balkchen	Gewebeform	Knochenbildung und Verteilung der Balkchen	Gewebeform	Bemerkungen
323	CI	periostale Grund- schicht bei 4—5				
335— 421		gering				
TIBIA-Querschnittshöhe 4						
34	A	erste und zweite periostale Schale mit und ohne Zelleinschlüsse besonders bei 1 und 7		Eindringen periostaler Zellen		
58—74	B	zwischen 6 und 3 zwischen 4 und 6 bei 3 und 1	d h c + f	CA		
105						
172						
247						
282		bei 3—4 und 5		Markraum	h (besonders bei 2) g bei 3	flächenmäßiger Zusammenschluß deutliche peri- chondrale Grenze
323	CI	bei 4—5 und 1				
335— 421	E + D	gering				

Periostaler Knochen				Chondraler Knochen		
SSL (mm)	Modus der Knochen- bildung	Neubildung von Bälkchen	Gewebeform	Knochenbildung und Verteilung der Bälkchen	Gewebeform	Bemerkungen
TIBIA-Querschnittshöhe 7						
34	A	erste und zweite Schale		CA		
74	B	zweite Schale bei 8—1—5			d	
105— 128		unvollständige periostale Grundschicht, Bälkchen- vermehrung bei 3—5—7				
172	B		c	{ freie chondrale Fläche bei 1	h	flächenmäßiger Zusammenschluß Osteoblasten an den freien chondralen Flächen
247	CI	bei 3—4 und 5—6	c + d		h	
282		bei 2—4 und 5—8		plumpe chondrale Knochenbälkchen		
323						
335— 421		wenig bei 3	h		g + h	
TIBIA-Querschnittshöhe 8						
34	A	{ erste dünne Schale				
105	B zw. 5—7			CB und Blasenknorpel		

Periostaler Knochen				Chondraler Knochen		
SSL (mm)	Modus der Knochen- bildung	Neubildung von Bälkchen	Gewebeform	Knochenbildung und Verteilung der Bälkchen	Gewebeform	Bemerkungen
128		Beginn der Bälkchen- bildung		freie chondrale Fläche bei 8—1		
172	B mit Ausn. v. 1				g + h	
247	B bei 4—6	periost. Knochen nur bei 4—6				
282	B dorsal, sonst CI	mit Ausnahme von 1	c besonders ventral		h	
323	CI	gering bei 1				
335		reichlich bei 1 und 5			h	
421		bei 3 und 5	h			
FIBULA-Querschnittshöhe 2						
34-323	A + B					
335	CI	spärlich bei 7 und 2—4	c	überwiegend Knorpel CB	c, h	encoche d'ossification
421			c (bei 1 + 5)		g + h (tibial)	
FIBULA-Querschnittshöhe 4						
34	A + B	erste dünne Schale				

Periostaler Knochen				Chondraler Knochen		
SSL (mm)	Modus der Knochen- bildung	Neubildung von Bälkchen	Gewebeform	Knochenbildung und Verteilung der Bälkchen	Gewebeform	Bemerkungen
58	B dors.	Verdickung der Grundschrift zwischen 1, 3 und 7		Eindringen periostaler Zellen		
74		zweite Schale bei 4				
105		bei 3 und 7				
172		reichlich bei 4				
247	CI ventr.	bei 2-4	c, h (bei 4 und 8)			
282	B+CI	bei 3-5-8				
335— 421		dorsal	d	weite Markhöhle	g	undeutliche peri-enchon- drale Grenze, flächen- mäßiger Zusammen- schluß
FIBULA - Querschnittshöhe 7						
34	A + B	erste Spange				
105		bei 3				
172		bei 3-5-7	f, c			
247			d, h			
282		bei 4-6		freie chondrale Fläche bei 2	h	flächenmäßiger Zusammenschluß
323	CI	bei 1-4-6	c			
335		reichlich bei 4-8				
421		wenig bei 1-3	f tibial			

Periostaler Knochen				Chondraler Knochen		
SSL (mm)	Modus der Knochen- bildung	Neubildung von Bälkchen	Gewebeform	Knochenbildung und Verteilung der Bälkchen	Gewebeform	Bemerkungen
FIBULA-Querschnittshöhe 8						
34	A	zellige Grundschicht	d	CB freie chondrale Fläche bei 2 und 7 freie chondrale Fläche bei 2—3	g an peri-en- chondr. Grenze	
105	B					
172	B + CI					
247	CI	bei 4—6, 7—8	e			
282		bei 4—5	e		h	flächenmäßiger Zusammenschluß
323						
335—						
421	CI, E	bei 3				
HUMERUS-Querschnittshöhe 2						
34—105	A	} nur dorsal und volar				} Querschnitt fast nur aus chondralem Knochen aufgebaut
172—						
247	B					
282	CI				h	
HUMERUS-Querschnittshöhe 4						
34	A + B	erste und zweite periostale Schale				

Periostaler Knochen				Chondraler Knochen		
SSL (mm)	Modus der Knochen- bildung	Neubildung von Bälkchen	Gewebeform	Knochenbildung und Verteilung der Bälkchen	Gewebeform	Bemerkungen
74 105 172	} B CI	gering ulnar bei 1 und 7 bei 5	d h		g	flächenmäßiger Zusam- menschluß zu komp. Knochen, Reichtum an Appositionslinien
247 282 335 421		bei 2-5, 6-8 bei 1-2 bei 3-6, 8 bei 6-7	f f h			
HUMERUS-Querschnittshöhe 7						
34	A + B	zweite Schale bei 3-7		prim. Markhöhle		flächenmäßiger Zusam- menschluß zu komp. Knochen Aufreibung der en- chondr. Knochen- bälkchen
74 105 172	} B	volar volar mehr als dorsal bei 3-7	h			
247		bei 4-7, 1	c			
282		dorsal				

Periostaler Knochen				Chondraler Knochen		
SSL (mm)	Modus der Knochen- bildung	Neubildung von Bälkchen	Gewebeform	Knochenbildung und Verteilung der Bälkchen	Gewebeform	Bemerkungen
335— 421	CI	einzelne Bälk- chen bei 7—8				
HUMERUS-Querschnittshöhe 8						
34-105	A	dünne periostale Schale		enchondrales Bälkchen- werk		
172	B	volar	f		g	weite intertrab. Spalten
247	CI	bei 4—6	d	freie enchondrale Fläche bei 2—4, 7—8		
282						
323— 421		Deckung der freien enchon- dralen Flächen	h			
RADIUS-Querschnittshöhe 2						
172	B	bei 4—6			h	flächenmäßiger Zusam- menschuß zu komp. Knochen
323	CI					
335						
RADIUS-Querschnittshöhe 4						
34	A	erste und zweite periostale Schale		prim. Markhöhle		

Periostaler Knochen				Chondraler Knochen		
SSL (mm)	Modus der Knochen- bildung	Neubildung von Balkchen	Gewebeform	Knochenbildung und Verteilung der Balkchen	Gewebeform	Bemerkungen
58	B	zweite Schale ulnar		Riesenzellen		
74		bei 1—3—5	a			Zusammenschluß bei 1—3
105		bei 5	h			flächenmäßiger Zusam- menschluß bei 1, 5—6
172		wenig bei 3	h			bei 5 offene Verbindung der Markhöhle mit dem Periost
247			h			
282	B, CI	bei 6—7	a			ulnar flächenmäßiger Zusammenschluß
323		bei 5—7	h			
335	C I, E		d			Knochenbildung sistiert
421		bei 6—1—3	h			
RADIUS-Querschnittshöhe 7						
34	A	erste und zweite periostale Schale				periostaler Einbruch bei 2
58	B volar	dritte Schale		erhebliche Knorpelreste		einzelne Riesenzellen
74		bei 3—6				off. Markhöhle bei 5

Periostaler Knochen				Chondraler Knochen		
SSL (mm)	Modus der Knochen- bildung	Neubildung von Bälkchen	Gewebeform	Knochenbildung und Verteilung der Bälkchen	Gewebeform	Bemerkungen
105		keine Bälkchen bei 3–5	a	freie chondrale Fläche bei 5		
172	B, CI	komp. Schicht bei 3		freie chondrale Fläche bei 1–2	c vereinzelt bei 1	
247	CI		d	komp. Ring aus chondr. Knochen, freie Fläche bei 8–1–2		
282		bei 3		ulnar weite Lumina von chondr. Knochen um- schlossen, bei 3–5–7	h	
323		bei 7–1–3	a	freie chondr. Fläche } Ring aus chondralem } Knochen	c	
335 421		periostaler Streifen } nur bei 7–1	c h			
RADIUS-Querschnittshöhe 8						
105	B	erste dünne Schale		freie chondr. Fläche bei 7		
172		dünne ulnare, dicke radiale Platte		freie chondrale Fläche bei 1 und 5		

Periostaler Knochen				Chondraler Knochen		
SSL (mm)	Modus der Knochen- bildung	Neubildung von Bälkchen	Gewebeform	Knochenbildung und Verteilung der Bälkchen	Gewebeform	Bemerkungen
247		starke rad. Pl.	d	dicke Randschicht bei 1 und 5	h vereinzelt	
282		gleichmäßige periostale Anlagerung	a	komp. Ring aus chondralcm Knochen		
323		ulnar	a	flächenmäßiger Zusammenschluß		
335		bei 1, 5 und 7				
ULNA-Querschnittshöhe 2						
105	A, B, CI bei 8	bei 1		reichl. Knorpelreste		
172		bei 5-8-1				
282	CI	bei 1 und 7	a, c		h	reichl. Knochen- bildungsgewebe in den Lakunen
323		lockeres Bälkchenwerk	d			
335		flächenmäßiger Zusammenschluß				
421		radial ulnar geschlos- sene Fläche				

Periostaler Knochen				Chondraler Knochen		
SSL (mm)	Modus der Knochen- bildung	Neubildung von Bälkchen	Gewebeform	Knochenbildung und Verteilung der Bälkchen	Gewebeform	Bemerkungen
ULNA-Querschnittshöhe 4						
34	A	erste und zweite Schale				Riesenzellen
58	B	bei 1 und 5 ulnar				bei 6 offene Verbindung der Markhöhle mit d. Periost
74		ulnar	a			offene Markhöhle
105		ulnar		freie chondrale Fläche bei 1-8		flächenmäßiger Zusam- menschuß zu komp. Knochen
172		bei 7	h		h	
247		bei 7-8, 5-7				
282	CI	bei 8	a			
323		ulnar Zusammen- schluß	h			
335		lakun. Räume bei 1				
421		bei 5-7	g			
ULNA-Querschnittshöhe 7						
34	A	erste Schale				periostaler Einbruch bei 4 und 7
58	A, B					
74	B	bei 5-7-1				

Periostaler Knochen				Chondraler Knochen		
SSL (mm)	Modus der Knochen- bildung	Neubildung von Bälkchen	Gewebeform	Knochenbildung und Verteilung der Bälkchen	Gewebeform	Bemerkungen
105		bei 8, dünne Schale bei 1-4				
172	B, CI	bei 6-7-1				
247	CI	bei 5-7-1				
282		bei 5	c dors., d	freie chondrale Fläche bei 2 und 5	c	
323		periostale Schicht	d	{freie chondrale Fläche bei 3	g h, b	
335			b			
421		bei 7		weite Markräume		
ULNA-Querschnittshöhe 8						
105	A	erste dünne Schale		Knorpel		
172	B	dickere Schale bei 7 und 1				
247	CI	bei 5-6	d		h	
282		Anlagerung überall	c			
323		bei 1	c	zusammengeschlossenes Bälkchenwerk		
421		kein periostaler Knochen		grobe Bälkchen		

Die Querschnittsform wird durch örtlich verschieden starke Auflagerungen von Knochen ausgestaltet (Köl liker, 1873; Strelzoff, 1873; Matschinsky, 1892). Manche Regionen erscheinen als bevorzugte Appositionszonen. In anderen Fällen wandert die Apposition in den verschiedenen Entwicklungsstadien von Region zu Region. Nur sehr selten ist die Auflagerung in allen Regionen gleich stark. Auf Zeiten einer lebhaften Apposition folgen Zeiten, in denen keine oder nur eine geringe Querschnittsvergrößerung erfolgt. Dagegen nehmen in diesen Zeiten die Bälkchen an Dicke zu, und die intertrabekulären Spalten werden zu rundlichen Haversschen Kanälen verengt. Aus dem Bälkchenwerk wird eine im Querschnitt flächenmäßig zusammengeschlossene kompakte Knochensubstanz. Während dieses Zusammenschlusses läuft eine lebhafte histogenetische Differenzierung ab. Wenn diese Entwicklungen einen gewissen Grad erreicht haben, erfolgt in der Fetalzeit eine weitere Apposition von Knochenbälkchen. Ältere und jüngere Knochenanteile lassen sich eindeutig voneinander unterscheiden. Mit der Geburt beginnt die Apposition kompakter Knochensubstanz durch Auflagerung von periostalen Tangentiallamellen und periostalen Kleinstosteonen.

Diese Angaben über die Querschnittsausgestaltung mögen nun durch quantitative Untersuchungen ergänzt werden. Messungen an Querschnitten zum Nachweis der Wachstumsverhältnisse

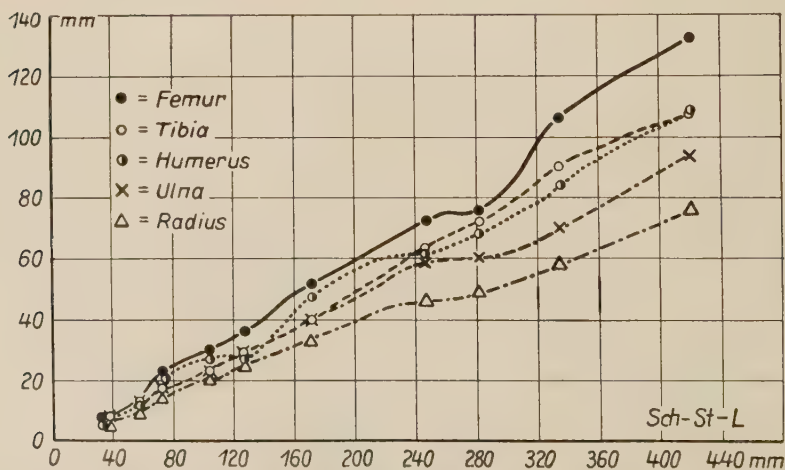


Abb. 29. Graphische Darstellung der Beziehung zwischen SSL und Gesamtlänge von Femur, Tibia, Humerus, Radius und Ulna.

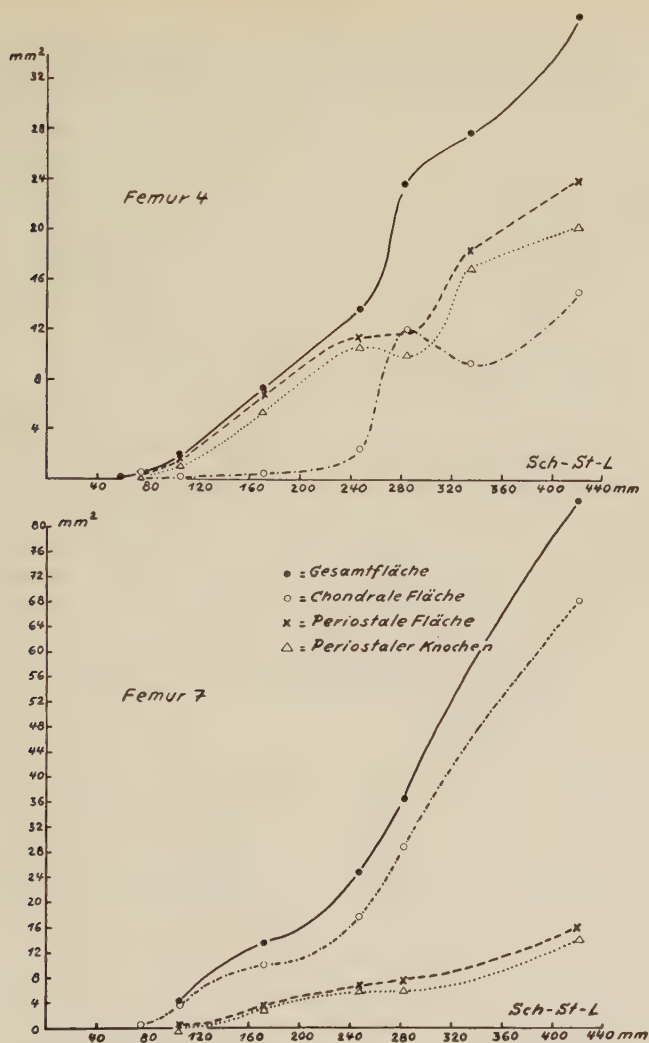


Abb. 30. Graphische Darstellung des Querschnittswachstums (Gesamtfläche, chondrale Fläche, periostale Fläche, periostaler Knochen) der Femurhöhen 4 und 7, bezogen auf die SSL.

wurden von Strelzoff (1873), Steudener (1875), Heubeger (1875) und Policard und Petró (1928) durchgeführt. Die vorliegenden Messungen umfassen den Bereich von 74–421 mm SSL; z. T. konnten die Flächenmaße der Querschnitte erst bei 105 mm SSL festgestellt werden. Zum Vergleich soll zunächst die Längenentwicklung der Skelettstücke wiedergegeben werden (Abb. 29).

Als Bezugsachse für die graphische Darstellung wurde die SSL gewählt, da sie die Länge der Glieder nicht enthält. Die Knochentlänge wird als sog. größte Länge gemessen. Bei Annahme einer gewissen individuellen Schwankung, die bei Untersuchung weniger Individuen nicht auszuschalten ist, könnte das Längenwachstum der Extremitätenknochen als annähernd geradlinige Funktion der SSL aufgefaßt werden. Diese Annahme wird durch ausführliche Untersuchungen anderer Autoren bestätigt (Pfuhl, 1928; Scammon, 1929; beide nach *Tabulae Biologicae* Bd. 20, 1941; Hipp, 1953; Felts, 1954; Moss und Mitarbeiter, 1955; Chen, 1954; Sisson, 1956; ähnliche Kurven für das Wachstum bei Vilas, 1929; für den Schädel und die vorderen Extremitäten des Hühnchens bei Schmalhausen und Stepanowa, 1926). Die untersuchten Skelettelemente sind zunächst annähernd gleich lang und zeigen dann ein verschiedenes starkes Längenwachstum. Obenan in der Längenentwicklung steht der Femur, dann folgen Humerus und Tibia mit fast gleich starker Verlängerung und schließlich Ulna und Radius. Beim Hühnchen (Fell und Mellanby, 1955) ist ein gleiches divergierendes Längenwachstum nur in der Reihenfolge Tibia, Femur, Humerus, Ulna und Radius zu beobachten. Dieses divergierende Längenwachstum hat Burtscher (1877) für den postnatalen Bereich dargestellt.

Die Querschnittsentwicklung wurde durch mehrere Flächenmaße bestimmt. Einmal wurde die gesamte Querschnittsfläche des Knochens gemessen. Sie ist bestimmt durch die Hüllkurve, die sämtliche Bälkchen umschließt. Dann erfolgte die Messung der chondralen Fläche, deren Größe durch die perienchondrale Grenzlinie bestimmt ist. Aus diesen beiden Maßen ergibt sich durch Subtraktion die periostale Fläche, d. h. jener Teil der Querschnittsfläche, der von Knochen periostaler Herkunft besetzt ist. Diese periostale Fläche kann durch eine verschieden große „Masse“ von Knochen besetzt sein. Auf eine Periode der Querschnittsvergrößerung durch schmale Bälkchen, getrennt voneinander durch weite intertrabekuläre Spalten, folgt eine Vermehrung der Knochensubstanz mit gleichzeitiger Einengung der Gefäßräume. Daher wurde noch diejenige Fläche des Querschnittes ausgemessen, die von periostalem Knochen besetzt ist. Eine gleiche Bestimmung für die Entwicklung des Knochens chondraler Herkunft verbot sich leider aus technischen Gründen, da bei größeren Paraffinschnitten das Herausfallen einzelner Bälkchen

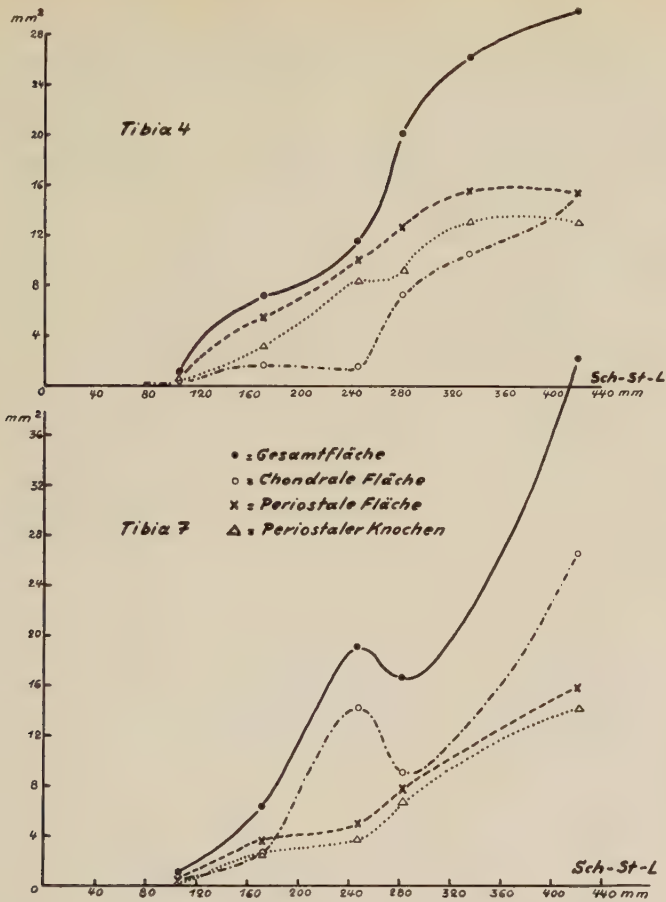


Abb. 31. Graphische Darstellung des Querschnittswachstums der Tibiahöhen 4 und 7.

nicht zu verhindern ist. Diese Flächenmaße wurden wiederum auf die SSL bezogen.

Die gesamte Querschnittsfläche der Querschnittshöhe 4 des Humerus weist bis zu dem Fet von 172 mm SSL eine gleichmäßige, nicht allzu starke Vergrößerung auf (Abb. 32). Dann folgt ein starkes Wachstum bis zum Stadium von 282 mm SSL, schließlich eine geringe Retardierung des Wachstums. Annähernd in gleicher Weise wie das Wachstum der Gesamtfläche verläuft dasjenige der chondralen Fläche. Dagegen ist das Wachstum der periostalen Fläche im gesamten Fetalbereich annähernd gleich stark, aber geringer als das der chondralen Fläche. Bei der Querschnitts-

höhe 7 des Humerus setzt der Wachstumsschub erst bei dem Fet von 247 mm SSL ein. Die Vergrößerung ist bedeutend stärker als in der Querschnittshöhe 4. Dadurch kommt es zur Auftreibung des distalen Humerusendes. Die Querschnittsvergrößerung in der Höhe 7 wird fast ausschließlich von der chondralen Fläche bestritten. Die periostale Fläche zeigt bis zum Stadium von 282 mm SSL eine konstante Vergrößerung. Die folgende Zunahme bis zum 3. Lebensmonat ist geringer. Sehr ähnlich sind die Wachstumsverhältnisse in der Querschnittshöhe 8 des Humerus. Hier gehen Vergrößerung der Gesamtfläche und der chondralen Fläche fast parallel. Die periostale Fläche weist jenseits von 282 mm SSL wiederum eine geringere Größenzunahme als zuvor auf. Infolge des verschiedenen Wachstums der periostalen und chondralen Fläche in den Querschnittshöhen 7 und 8 des Humerus ändert sich das Verhältnis beider zueinander. Auffälligerweise wird in allen 3 untersuchten Querschnittshöhen des Humerus im 3. Lebensmonat eine annähernd gleich große Fläche von 12 mm^2 erreicht.

Die Wachstumsverhältnisse in der Querschnittshöhe 4 des Femur sind denen der gleichen Querschnittshöhe des Humerus sehr ähnlich (Abb. 30). Die chondrale Fläche ist zunächst kleiner als die periostale. Bei 282 mm SSL sind beide gleich groß. Dann bleibt die chondrale Fläche wiederum hinter der periostalen zurück. Auf die Verkleinerung der chondralen Fläche zwischen dem Stadium von 282 und 335 mm SSL komme ich noch zurück. Die abrupte Vergrößerung der chondralen Fläche bei den Feten von 247 und 282 mm SSL bedeutet eine erhebliche Vergrößerung für die Gesamtfläche. Bei diesen beiden Feten bleibt die periostale Fläche annähernd gleich groß, um erst in den folgenden Stadien gleichmäßig weiterzuwachsen.

Auch in der Querschnittshöhe 7 zeigen Humerus und Femur einander entsprechende Wachstumserscheinungen. Die chondrale Fläche ist jedoch beim Femur von vornherein größer als die periostale.

Die Querschnittshöhe 4 der Tibia verrät bei den Stadien zwischen 247 und 282 mm SSL einen starken Wachstumsschub, der auf eine geringe Vergrößerung der periostalen und eine starke der chondralen Fläche zurückzuführen ist (Abb. 31). In den früheren Stadien erfolgt nur eine geringe Vergrößerung der chondralen Fläche. Später wächst die periostale Fläche sehr gering, die chon-

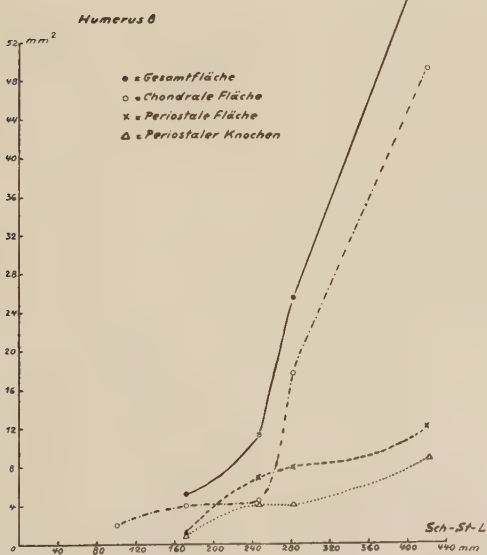
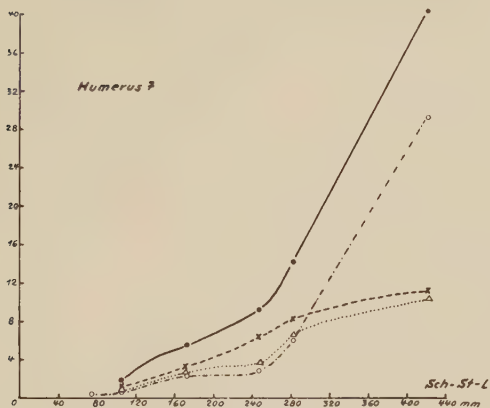
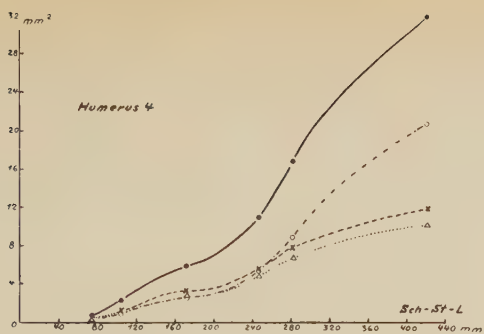


Abb. 32. Graphische Darstellung des Querschnittswachstums der Humerushöhen 4, 7 und 8.

drale dagegen recht bedeutend. Chondrale und periostale Fläche sind schließlich im 3. Lebensmonat gleich groß. In der Querschnittshöhe 7 der Tibia weist die periostale Fläche ein annähernd konstantes Wachstum auf. Die chondrale Fläche ist zunächst kleiner als die periostale. Bis zum Fet von 247 mm SSL zeigt die chondrale Fläche und damit auch die gesamte Querschnittsfläche eine starke Vergrößerung. Nach geringem Absinken vergrößern sich beide Flächenmaße erheblich. Im 3. Lebensmonat haben in der Querschnittshöhe 4 und 7 der Tibia periostale Fläche und periostale Masse annähernd gleiche Größe von 16 bzw. 14 mm² erreicht.

Die bisherige Darstellung zeigt, daß Längen- und Dickenwachstum der Extremitätenknochen unabhängig voneinander ablaufen. Das gleiche gilt für die Vergrößerung der periostalen und chondralen Fläche. Durch das differente Wachstum der periostal bzw. chondral gebildeten Knochenteile kommt es zur Bildung der sog. aplastischen Flächen (Strelzoff, 1873; 1874; 1875) oder Resorptionsflächen (Köl liker, 1873; Steudener, 1875; Heuberger, 1875; Schuscik, 1918). Bei einer starken Vergrößerung der chondralen Fläche und einer gleichbleibenden oder nur geringen Vergrößerung der periostalen reißt offensichtlich die periostale Hülle auf. Der chondrale Knochen tritt mit dem Periost in Verbindung. Diese Erscheinung zeigt der Querschnitt 8 des Humerus auf der radialen und ulnaren Seite zwischen 247 und 282 mm SSL (Abb. 18), die Schnitthöhe 7 der Tibia an der dorsalen Seite zwischen 172 und 247 mm SSL (Abb. 6). In der Diaphysenmitte bei Überwiegen des periostalen Knochens fehlen freie chondrale Flächen. Diese freien chondralen Flächen werden späterhin durch periostalen Knochen erneut gedeckt (Knese, 1956b). In der Kam biumschicht erscheinen reichlich Riesenzellen, die u. a. überall dort regelmäßig auftreten, wo chondraler Knochen mit dem Periost in Verbindung tritt. Der Nachweis von Riesenzellen veranlaßte Köl liker, diese Gebiete als Resorptionsflächen anzusehen. Ein Hauptargument in der Diskussion mit Strelzoff war, daß diese Knochengebiete zuvor periostalen Knochen besessen hätten.

Die Betrachtung der geometrischen Wachstumsverhältnisse der Knochenquerschnitte zeigt jedoch die Möglichkeit einer Entstehung derartiger freier chondraler Flächen ohne vorherige Resorption. Infolge der Wachstumsdifferenz zwischen chondralem und periostalem Knochenanteil reicht die Masse des periostalen Knochens zur Umhüllung des chondralen nicht aus. Die Berechtigung der

Bezeichnung „Resorptionsfläche“ ist demgemäß zu bezweifeln. Auch die Beschreibung als „aplastische Flächen“ erscheint unberechtigt, da unmittelbar oder sehr bald nach der Entstehung der freien chondralen Flächen eine periostale Osteogenese einsetzt. Sie ist dadurch ausgezeichnet, daß frühe Formen der Osteogenese (Knese, 1956b), besonders durch Osteoblasten, auftreten. An dem übrigen Umfang des Querschnittes erfolgt dagegen die Verknöcherung bereits unter Vorbildung von Fasern. Wir bedienen uns daher der indifferenten Bezeichnung „freie chondrale Flächen“ (Knese 1957).

Die freien chondralen Flächen erscheinen in Gelenknähe. Der Ort des Aufreißens der periostalen Hülle ist vorgezeichnet. Es dürfte schwierig zu entscheiden sein, ob der daruntergelegene chondrale Anteil ein besonders starkes Wachstum zeigt. Bei annähernd gleichbleibender Vergrößerung der periostalen Fläche kann das Aufreißen zunächst ausbleiben, wie z. B. bei der Querschnittshöhe 7 des Femur, die aber eine relative Verminderung ihrer Dicke aufweist (Abb. 3). Erst beim 3-Monate-Kind tritt in dieser Querschnittshöhe der chondrale Knochen dorsal fibular frei zutage.

Steudener (1875) wies darauf hin, daß diese freien chondralen Flächen nicht bis an die Epiphysen heranreichen und umschriebene Flächen darstellen. Dieser Befund läßt sich auf das verschieden starke Wachstum in den einzelnen Querschnittshöhen der Knochen zurückführen. Die an den einzelnen Querschnitten aufgezeigten Wachstumserscheinungen müssen über die Länge des Knochens interpoliert werden. Die Wachstumsgröße der chondralen Fläche nimmt von der Diaphysenmitte her nach distal hin zu, wahrscheinlich auch nach proximal; allerdings wurde diese Frage nicht untersucht. Das Wachstum der periostalen Fläche verhält sich in den einzelnen Querschnitten der untersuchten Skelettelemente verschieden. Bei großer Differenz der Wachstumsrate des chondralen Knochens im Epiphysen nahen Bereich reißt die periostale Hülle in einem größeren Felde auf. Bei Angleichung der Wachstumsrate zur Diaphysenmitte hin wird die freie chondrale Fläche kleiner, um schließlich bei gleicher Wachstumsrate beider Querschnittsanteile überhaupt nicht mehr zu erscheinen.

Wie bereits gesagt, nehmen die Knochenbälkchen im Laufe der Entwicklung an Dicke zu. Die „Masse“ des periostalen Knochens kann innerhalb derselben periostalen Fläche verschieden groß sein.

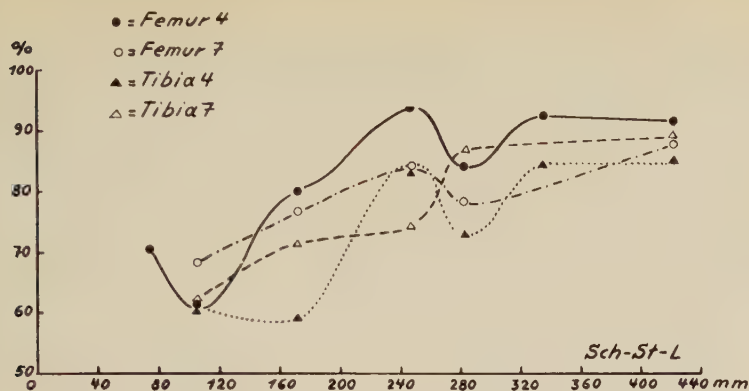


Abb. 33. Der prozentuale Anteil der periostalen Knochenmasse an der periostalen Fläche der Femur- und Tibiaquerschnitte 4 und 7, bezogen auf die SSL.

Daher wurde als letztes Maß für die Querschnittsentwicklung die Größe der von periostalem Knochen besetzten Fläche gemessen (Abb. 30, 31, 32, 35, 36 und 38). Schließlich wurde festgestellt, wieviel Prozent der periostalen Fläche innerhalb eines Querschnittes nun auch von periostalem Knochen besetzt sind. Beim Humerusquerschnitt 4 nimmt die Masse des periostalen Knochens von 67,2% zunächst etwas stärker, dann langsam und stetig bis auf 88,7% der periostalen Fläche zu (Abb. 34). Die Humerusquerschnitte zeigen dann bei 247 mm SSL einen Gipfel mit 87,9 bzw. 90,3%. Im Querschnitt 8 geht in den folgenden Stadien die periostale Masse auf 72,8% zurück. Der Querschnitt 7 des Humerus zeigt nach einer geringen Abnahme eine weitere Zunahme auf 91,7%. Im Femur-

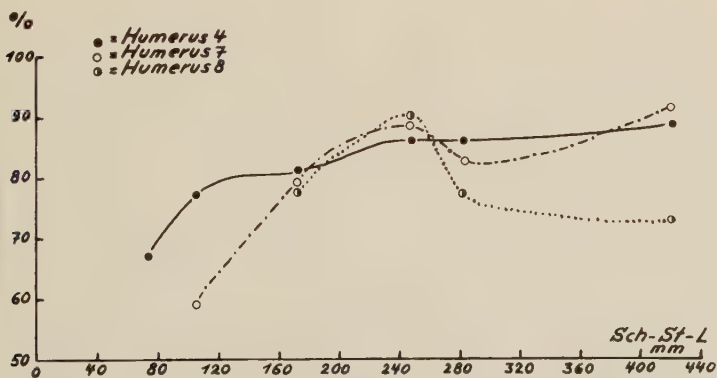


Abb. 34. Der prozentuale Anteil der periostalen Knochenmasse an der periostalen Fläche der Humerusquerschnitte 4, 7 und 8.

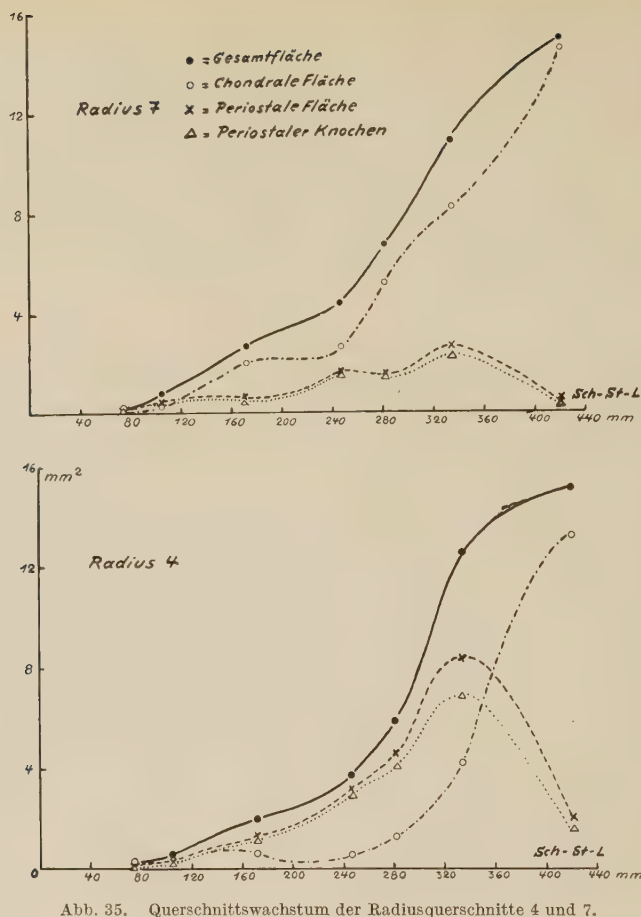


Abb. 35. Querschnittswachstum der Radiusquerschnitte 4 und 7.

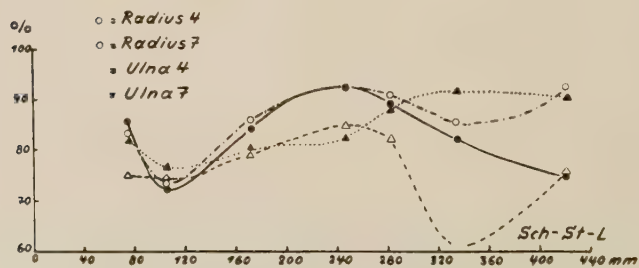
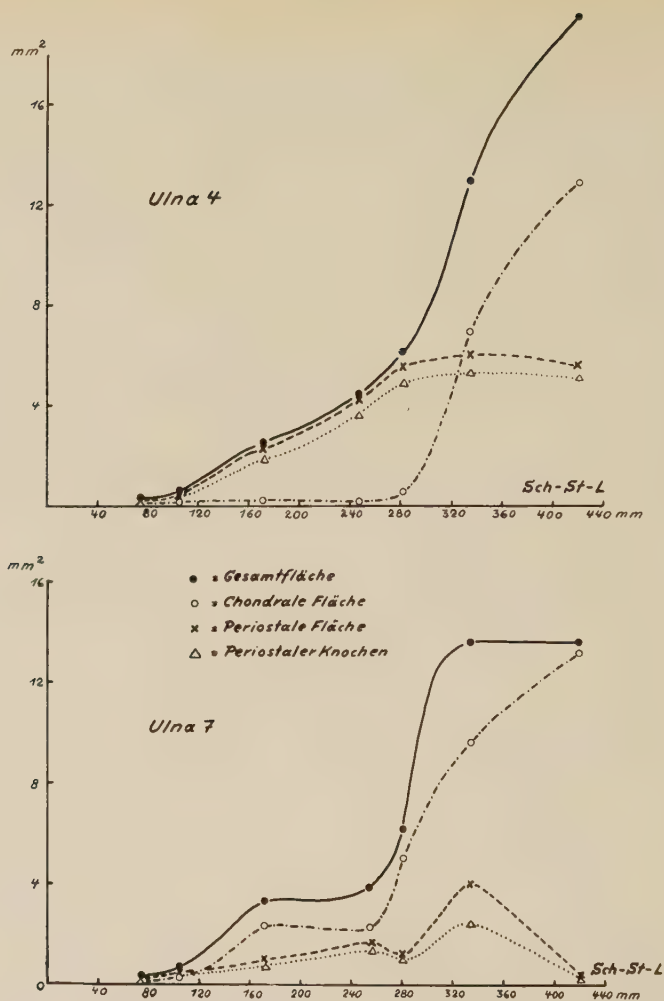
querschnitt 4 erfolgt zunächst eine relative Abnahme an periostalem Knochen von 70,7 auf 60,9%. Darauf erscheint eine relative Vermehrung des periostalen Knochens auf 94,4% bei den Feten von 247 mm SSL. Nach einer erneuten geringfügigen Abnahme bleibt die prozentuale Besetzung der periostalen Fläche durch Knochen annähernd konstant (Abb. 33). Prozentuale Abnahme und Zunahme des periostalen Knochens sind mit einer absoluten Zunahme an Knochen verbunden.

Das Verhältnis periostaler Knochen : periostale Fläche ändert sich durch die Ausgestaltung des Querschnittes. Eine prozentuale Zunahme tritt bei Verdickung der Bälkchen und deren Verschmelzen zu kompakter Knochensubstanz auf. Eine relative Abnahme er-

scheint bei Apposition neuer, noch verhältnismäßig schmalen Bälkchen. Nur in einem Falle ergab sich eine geringfügige Verkleinerung der absoluten Werte, und zwar im Femurquerschnitt 4 von $10,69 \text{ mm}^2$ bei 247 mm SSL auf $9,91 \text{ mm}^2$ bei 282 mm SSL (Abb. 30). Diese geringe Differenz könnte auf einer individuellen Variation oder auf einem Meßfehler beruhen. Jedenfalls kann diesem Einzelfall keine entscheidende Bedeutung zuerkannt werden. Die prozentuale Zunahme an periostalem Knochen geht im Femurquerschnitt 7 annähernd in gleicher Form vor sich wie im Querschnitt 4. Im Tibiaquerschnitt 7 ergibt sich dagegen bei den Feten von 247 und 282 mm SSL eine relativ starke Zunahme an periostalem Knochen (Abb. 33); sie erfolgt beim Tibiaquerschnitt 4 erst zwischen 282 und 335 mm SSL. Damit ergibt sich für die untersuchten Querschnittsflächen auf der vorhandenen sogenannten periostalen Fläche eine prozentuale und absolute Vermehrung an periostalem Knochen.

Im Tibiaquerschnitt 7 findet in dem Zeitraum der Entstehung der freien chondralen Flächen nicht nur eine stärkere Vergrößerung des chondralen Querschnittanteiles statt (von $2,75$ auf $14,1 \text{ mm}^2$), sondern auch eine merkliche der periostalen Fläche (von $3,58$ auf $4,95 \text{ mm}^2$) (Abb. 31). Damit vergesellschaftet ist eine Zunahme an periostaler Knochenmasse (absolut von $2,56$ auf $3,69 \text{ mm}^2$, prozentual von $71,5$ auf $74,5\%$). Anschließend erfolgt eine starke Vermehrung an periostaler Knochenmasse (von $74,5$ auf $87,0\%$), die während der weiteren Entwicklung der Flächenvergrößerung parallel geht. Von einem Verlust an Knochensubstanz, wie sie Kölliker (1873) für die Entstehung der freien chondralen Flächen annahm, kann damit nicht gesprochen werden.

Ähnlich liegen die Verhältnisse beim Humerusquerschnitt 8, allerdings mit einer divergenten Entwicklung zwischen periostaler Fläche und periostaler Knochenmasse (Abb. 32). Die chondrale Fläche vergrößert sich von $4,47$ auf $17,7 \text{ mm}^2$, die periostale von $6,78$ auf $7,8 \text{ mm}^2$. Die periostale Knochenmasse bleibt mit den Werten $6,14$ und $6,04 \text{ mm}^2$ praktisch gleich groß. Die Differenz von $0,1 \text{ mm}^2$ kann dabei als Meßfehler oder individuelle Variation gewertet werden. Die prozentuale Besetzung der periostalen Fläche durch periostalen Knochen nimmt demgegenüber von $90,3$ bei 247 mm SSL auf $77,5\%$ bei 282 mm SSL ab. Ein absoluter Knochenverlust liegt also nicht vor. Die Divergenz in der Entwicklung zwischen periostaler Knochenfläche und periostaler Knochenmasse



spricht dafür, daß beide relativ voneinander unabhängige Entwicklungsphänomene darstellen (s. unten).

Eine wachstumstheoretische Deutung dieser Befunde über die sogenannten freien chondralen Flächen soll zur Zeit noch nicht durchgeführt werden. Es möge nur darauf hingewiesen werden, daß auf der einen Seite, nämlich an der freien chondralen Fläche, ein Substanzverlust angenommen werden könnte. Durch gleichzeitige Anlagerung von Knochen in anderen Regionen des Querschnittes wäre trotzdem eine absolute Zunahme der periostalen Knochenmasse möglich. Diese Annahme erscheint jedoch vor allem bei Beachtung der histologischen Befunde über die Knochenapposition gezwungen und steht mit dem im übrigen beobachteten Bilde einer durchgehenden Entwicklung des Knochenquerschnittes nicht in Einklang.

Die Querschnittsentwicklung von Femur, Tibia und Humerus ergibt eine fortlaufende Ausgestaltung der Querschnittsform und Besetzung der Querschnittsfläche mit Knochen, die zu kompaktem Knochen führt. Dieser Knochenvermehrung geht eine histogenetische Differenzierung parallel. Es entstehen „primitive“ Osteone und Tangentiallamellen. Dabei liegen die weiter differenzierten und offensichtlich älteren Knochenanteile der Markhöhle nahe, jüngere dagegen peripher. Die Verteilung der Strukturen 3. Ordnung, der Lamellensysteme, erfolgt voraussichtlich bereits in der Weise, daß eine für das einzelne Skelettelement spezifische Struktur 2. Ordnung entsteht (vgl. Knese, Voges und Ritschl, 1954).

Während der Querschnittsentwicklung entfernt sich der chondrale Knochen von einer gedachten Skelettachse oder dem Querschnittsmittelpunkt unter Vergrößerung der Markhöhle (vgl. Knese 1957). Die Entstehung und Vergrößerung der Markhöhle wurde überwiegend als ein destruktiver Prozeß angesehen, wobei im einzelnen abweichende Ansichten vertreten wurden (H. Müller, 1858; Wolf, 1868; Kölliker, 1873; Strelzoff, 1873, 1876; Heuberger, 1875; Dantschakoff, 1909; Maximow, 1910/11; Fell, 1926; Petersen, 1930, und Brash, 1934). Unverständlich ist dann aber, woher der mindestens bis zum Säuglingsalter (vgl. Kölliker, 1873) zu beobachtende chondrale Knochen stammt. Bei Erörterung der diaphysären chondralen Osteogenese (Knese, 1947) wurde bereits dargestellt,

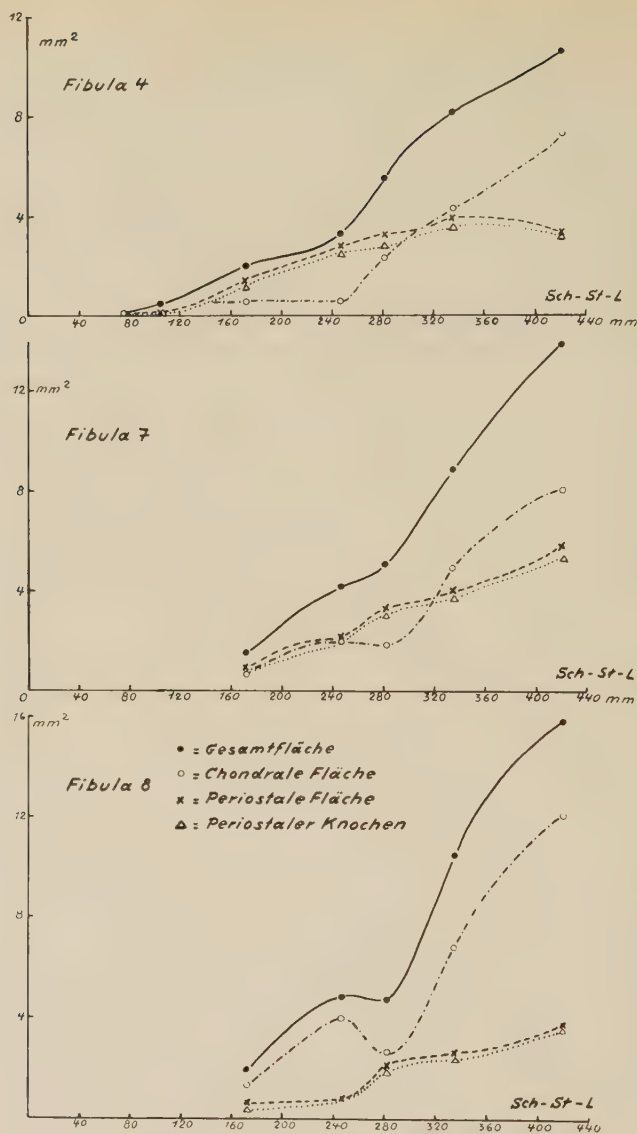


Abb. 38. Querschnittswachstum der Fibulaquerschnitte 4, 7 und 8.

daß die Vorgänge innerhalb des ursprünglichen Knorpelmodells nicht rein zerstörender Natur sind. Im Gegenteil eilt dieser chondrale Knochen in der Histogenese, d. h. in der Ausbildung von Osteonen und Tangentiallamellen, dem periostal gebildeten Knochen voran. Die vorhandenen Knorpelreste lassen erkennen, daß hier

Knochen chondraler Abkunft vorliegt. Da zu dieser Zeit in dem diaphysären Raum kein Knorpel mehr vorhanden ist, besteht keinerlei Möglichkeit der Nachbildung chondralen Knochens für resorptiv in Verlust geratenen. Diese Tatsache zwingt zu der Annahme, daß sich der chondrale Knochenring unter Vermehrung seiner Substanz geweitet hat. Damit wäre dann eine absolute Verschiebung des chondralen Knochens vom Querschnittsmittelpunkt weg verbunden. Diese Deutung hat bereits Strelzoff (1874) als einzig mögliche angesehen. Derartige Weitungen des chondralen Knochenteiles können mitunter recht plötzlich vor sich gehen, wie bei der metrischen Verfolgung der Querschnittsentwicklung geschildert. Sie können in bestimmten Bereichen bei Zurückbleiben der Entwicklung des periostalen Anteiles zu den freien chondralen Flächen führen. Die Persistenz der Reste von Knorpelgrundsubstanz und das Vorhandensein Knochens chondraler Herkunft, in dem sich histogenetische Differenzierungen abspielen, müssen wohl in dem Sinne gedeutet werden, daß eine Weitung des chondralen Knochenringes stattgefunden hat. Der Mechanismus der Weitung entzieht sich dagegen wie bei allen Hohlorganen einer unmittelbaren Beobachtung, so daß Aussagen hierüber zur Zeit rein hypothetischer Natur sind.

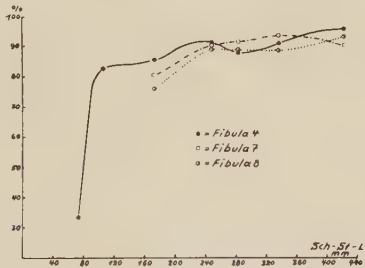


Abb. 39. Der prozentuale Anteil der periostalen Knochenmasse an der periostalen Fläche der Fibulaquerschnitte 4, 7 und 8.

Mit der quantitativen Erfassung der Querschnittsentwicklung kann auch die Zunahme an Querschnittsfläche bei einer Erweiterung des Knochenringes bestimmt werden, und es läßt sich feststellen, wieviel Knochensubstanz bei Vergrößerung des Knochenquerschnittes durch gleichzeitige Resorption und Apposition gebildet werden müßte. Zur Bestimmung der Flächenzunahme wurde die Größe der periostalen Fläche des Feten von 105 mm SSL mit der des 3-Monate-Kindes und eines Erwachsenen (♂ 43 Jahre, s.

Knese, Ritschl und Voges, 1954) verglichen. Der Fet von 105 mm SSL ist dasjenige Individuum, von dem zuerst alle entsprechenden Flächenmaße bestimmt werden konnten. Dieser Vergleich wurde bis zum Säuglingsalter auf die periostale Fläche beschränkt, weil die Ausmessung des chondralen Knochens aus den auseinander-gesetzten Gründen nicht möglich war. Beim Erwachsenen wurde dagegen die gesamte Querschnittsfläche ohne Rücksicht auf ihre Herkunft eingesetzt. Infolge Verdickung der Bälkchen und flächen-mäßigen Zusammenschluß der Knochensubstanz nimmt die Masse des periostalen Knochens innerhalb der zugrunde gelegten perio-stalen Fläche zu. Die Knochenvermehrung geht der Vergrößerung der periostalen Querschnittsfläche nicht parallel. Da nun aber der Vergleich über einen größeren Lebensraum durchgeführt wurde, können diese zeitlichen Differenzen unberücksichtigt bleiben. Jedenfalls ist beim 3-Monate-Kind der gesamte Querschnitt prak-tisch aus kompaktem Knochen aufgebaut.

Der Verlust durch die angenommene Resorption wurde durch die Vergrößerung der chondralen Fläche bestimmt. Die sogenannte chondrale Fläche soll damit während der Fetalzeit die Größe des Markraumes vertreten. Damit wird nur bestimmt, wieviel perio-staler Knochen durch Resorption in Verlust geraten würde und neu gebildet werden müßte. Es bleibt also die Vermehrung bzw. der Verlust des chondralen Knochens unberücksichtigt. Dieses Vor-gehen ist methodisch bestimmt (Paraffinschnitte, s. oben), dürfte aber insofern zu vertreten sein, als die Menge des chondralen Knochens gegenüber dem periostalen zurücktritt. Bei Vorliegen resorptiver Vorgänge muß der absolut gemessenen Größe der Quer-schnittsfläche die vergrößerte Markhöhle hinzugefügt werden, um die insgesamt gebildete periostale Knochenmenge zu erhalten. Das Ergebnis dieser Berechnung ist in Tabelle 4 zusammengefaßt worden. Dabei wurde die Fibula mit eingeschlossen, deren Quer-schnittsentwicklung unten noch zu diskutieren ist.

Die ermittelten Werte zeigen eindeutig, daß das Wachstum der einzelnen Skelettelemente und der verschiedenen Querschnitts-höhen voneinander different abläuft. Das Wachstum in den distalen, gelenknahen Querschnitten 7 ist bei Femur, Tibia und Fi-bula bis zum 3-Monate-Kind etwa doppelt so stark wie das in der Diaphysenmitte. Beim Humerus liegt in beiden Querschnitten so-wohl bis zum 3-Monate-Kind als auch zum Erwachsenen ein gleich starkes Wachstum vor. Das gleiche gilt für die Entwicklung der

Tabelle 4 Wachstum der Flächenmaße der Querschnittshöhen 4 und 7 von Femur, Tibia, Fibula und Humerus im Vergleich zwischen dem Fetten von 105 mm SSL, dem 3-Monate-Kind und dem Erwachsenen (43 Jahre, ♂) mit und ohne Berücksichtigung einer Knochenresorption.

		105 mm SSL		421 mm SSL (3-Monate-Kind)				Erwachsener (43 Jahre ♂)					
		Quer- schnitt- höhe	F (mm ²)	F ₁ (mm ²)	F ₁ /F	F ₂ (mm ²)	F ₂ /F	F ₂ /F ₁	F ₃ (mm ²)	F ₃ /F	F ₄ (mm ²)	F ₄ /F	F ₄ /F ₃
Femur	4	1,66	22,1	13,3	36,98	22,3	1,67	410	247	629,78	379	1,54	18,55
	7	0,57	15,9	27,9	80,29	141	5,05	370	649	666,29	1168	1,81	23,3
Tibia	4	0,85	15,5	18,25	30,33	35,7	1,96	400	471	649,53	764	1,62	25,8
	7	0,59	15,8	26,8	41,80	70,8	2,65	230	390	399,5	677	1,74	14,35
Fibula	4	0,17	3,26	19,2	10,14	59,6	3,11	85	500	119,74	704	1,41	26,1
	7	0,13	5,83	44,9	13,68	105	2,35	65	500	109,87	845	1,69	11,15
Humerus	4	1,25	11,09	8,87	30,75	24,6	2,77	253	202	413,86	331	1,64	22,8
	7	1,22	11,2	9,18	39,78	32,6	3,55	235	193	344,38	282	1,47	21
Mittel 2,9								Mittel 1,6					

F — absolute Größe der periostalen Fläche bei dem Fett von 105 mm SSL.

F₁ — absolute Größe der periostalen Fläche bei dem 3-Monate-Kind.

F₁/F = Vergrößerung der periostalen Fläche zwischen den Stadien des Fetten von 105 mm SSL und des 3-Monate-Kindes.

F₂ = erforderliche Neubildung an periostaler Fläche bis zum Stadium des 3-Monate-Kindes bei Berücksichtigung einer Resorption, d. h. absolute Größe der periostalen Fläche (F₁) zuzüglich Fläche der vergrößerten Markhöhle.

F₂/F = Vergrößerung der periostalen Fläche von dem Stadium von 105 mm SSL zu dem von 421 mm SSL bei Berücksichtigung einer Resorption.

F₂/F₁ — Multiplikationsfaktor für die Vergrößerung der periostalen Fläche unter Berücksichtigung einer Resorption.

F₃ — absolute Größe des Knochenquerschnittes beim Erwachsenen (43 Jahre, ♂)

F₃/F = entsprechend F₁/F

F₄ = entsprechend F₂

F₄/F = entsprechend F₂/F

F₄/F₃ = entsprechend F₂/F₁

F₃/F₁ — Vergrößerung der Querschnittsfläche zwischen dem Stadium des 3-Monate-Kindes und dem des Erwachsenen.

Fibulaquerschnitte von dem Fet von 105 mm SSL bis zu dem Erwachsenen. Der Femur des Erwachsenen hat gegenüber dem Fet von 105 mm SSL im Querschnitt 7 eine mehr als doppelt so starke Vergrößerung wie im Querschnitt 4 erfahren. Das Wachstum des Tibiaquerschnittes 7 ist dagegen geringer als das des Querschnittes 4. Hierin spiegelt sich die Ausgestaltung zur reifen Knochenform eindeutig wider. Das distale Tibiaende ist infolge des geringen Wachstums, verglichen mit anderen Skelettelementen, relativ schlank. Am stärksten erweist sich das Wachstum der Fibulaquerschnitte (500fache Vergrößerung), am geringsten derjenigen des Humerus (etwa 200fach). Die Vergrößerung des Querschnittes von 105 auf 421 mm SSL beträgt zwischen 9 (Humerus) und 45 (Fibulaquerschnitt 7). Vom 3-Monate-Kind zum Erwachsenen schwankt die Vergrößerung der Querschnittsfläche zwischen 11 (Fibula 7) und 26 (Fibula 4).

Bei Vorliegen resorptiver Vorgänge müßte zur Erreichung der endgültigen Querschnittsfläche bis zum 3-Monate-Kind eine Flächenvergrößerung erfolgen, die zwischen dem 22- und 140fachen (Femur 4 und 7) der ursprünglichen Fläche beim Fet von 105 mm SSL liegt. Damit würde, verglichen mit der absoluten Massenzunahme, die Bildung der 1,7- bis 5fachen Fläche verbunden sein. Von 105 mm SSL bis zum Stadium des Erwachsenen betrüge die Vergrößerung zwischen 282 (Humerus 7) und 1168 (Femur 7). Damit würde zwischen 1,4- und 1,8mal mehr Fläche gebildet werden, als im Endzustand tatsächlich vorhanden ist.

Die Untersuchung der Flächenvergrößerung gibt nur ein ungenügendes Bild von der tatsächlichen Zunahme an Knochenmasse, da zu dem Dickenwachstum noch ein Längenwachstum der Skelettelemente hinzutritt. Es wurde daher versucht, das Längenwachstum in die Berechnung mit aufzunehmen und das Wachstum des Diaphysenvolumens zu errechnen. Allerdings konnte bei den vorliegenden Werten das Volumen nur in einer Überschlagsrechnung bestimmt werden.

Der diaphysäre Anteil des Knochens wurde als eine doppelt konische Hohlröhre angesehen. Das Volumen einer einfach konischen Hohlröhre ergibt sich nach $V = \frac{F_1 + F_2}{2} \cdot h$, d. h. $\frac{\text{Grundfläche} + \text{Deckfläche}}{2} \cdot \text{Höhe}$.

Die Flächenmaße der Querschnittshöhe 4, Mitte der Diaphyse, und 7, distales Ende, sowie die Länge h liegen vor. Da der Querschnitt 2 als proximales Ende der Diaphysenröhre nicht bestimmt werden konnte, wurde für proximale und distale Hälfte der Diaphysenröhre das gleiche Volumen an-

genommen. Der für die distale Hälfte errechnete Volumenwert wurde daher verdoppelt, um das Gesamtvolumen der Diaphyse zu erhalten. Der Vergleich dieses Diaphysenvolumens bei den 3 Individuen ergibt dann unter den oben gemachten Voraussetzungen für die Querschnittsfläche die tatsächliche Zunahme an Knochenmasse. Bei Vorliegen resorptiver Vorgänge ist diesen Werten das Volumen der Markraumvergrößerung hinzuzuzählen. Das Ergebnis dieser Berechnung ist in gleicher Anordnung wie in Tabelle 4 in Tabelle 5 wiedergegeben.

Die geringste Volumenzunahme zwischen den Stadien von 105 und 421 mm SSL zeigt der Humerus mit 35,5, dann folgen Femur mit 74,9, Tibia mit 98,9 und Fibula mit 136. Bei vorliegenden resorptiven Vorgängen würde die Vergrößerung zwischen 115,6 (Humerus) und 360,8 (Fibula) schwanken. Die gegenüber dem endgültig erreichten Volumen zusätzlich zu bildende Knochenmasse wäre das 2,3-, 3,26-, Mittel 2,8fache. Bis zum Erwachsenen beträgt die Volumenzunahme bezogen auf den Fet von 105 mm SSL: Humerus 2390, Femur 2820, Fibula 4950 und Tibia 5590, bezogen auf das 3-Monate-Kind: Fibula 36, Femur 37,8, Tibia 56,5 und Humerus 67,6. Diese letzteren Werte liegen in der Größenordnung der postnatalen Zunahme des Körpergewichtes. Bei gleichzeitig stattfindender Resorption müßte zwischen 1,53- (Fibula) und 1,67- (Tibia) mal (Mittel 1,6) mehr Knochenvolumen des endgültigen Zustandes erstellt werden.

Die in Tabelle 5 wiedergegebenen Werte für die Vergrößerung des Diaphysenvolumens geben Auskunft über die Größenordnung der Massenzunahme. Welcker (1862) hat für das Schädelwachstum ausgeführt, daß bei Vergrößerung des Schädels durch wechselweise Resorption und Apposition die Schädelwand 3–4 cm zu durchwandern oder zu durchwachsen hat. „Es würde hierbei mindestens so viel Knochensubstanz, als zur Bildung von 10–12 Schädelknochen der betreffenden Altersstufen erforderlich ist, gebildet und verbraucht werden.“ Unsere Berechnungen ergeben sowohl für die Querschnittsfläche als auch für das Diaphysenvolumen der Extremitätenknochen einen wesentlich geringeren Wert. Für beide Maße wurde im Mittel von 105 mm SSL bis zum 3-Monate-Kind ein Multiplikationskoeffizient von 2,8 und bis zum Erwachsenen von 1,6 errechnet. Der Materialverlust durch eine Resorption wäre damit zwar wesentlich geringer, bedeutete aber doch noch einen erheblichen Mehraufwand an Knochenbildung. Werden Apposition und Resorption als energieverbrauchende Vorgänge angesehen, so müßte dem Mehraufwand durch Aufbau noch derjenige durch den Abbau

Tabelle 5

Wachstum des Diaphysenvolumens von Femur, Tibia, Fibula und Humerus im Vergleich zwischen dem Feten von 105 mm SSL, dem 3-Monate-Kind und dem Erwachsenen (43 Jahre, ♂) mit und ohne Berücksichtigung einer Knochenresorption

		421 mm SSL (3-Monate-Kind)						Erwachsener (43 Jahre, ♂)						
105 mm SSL		K ₁ (mm ³)	K ₁ /K	K ₂ (mm ³)	K ₂ /K	K ₂ -K ₁	K ₂ /K ₁	K ₃ (mm ³)	K ₃ /K	K ₄ (mm ³)	K ₄ /K	K ₄ -K ₃	K ₄ /K ₃	K ₃ /K ₁

K = absolute Größe des Diaphysenvolumens bei dem Fet von 105 mm SSL.

K_1 = absolute Größe des Diaphysenvolumens bei dem 3-Monate-Kind.

K_1/K = Vergrößerung des Diaphysenvolumens zwischen den Stadien des Feten von 105 mm SSL und des 3-Monate-Kindes.

K_2 = Diaphysenvolumen bis zum Stadium des 3-Monate-Kindes bei Berücksichtigung einer Resorption, d. h. Berechnung des Diaphysenvolumens mit der vergrößerten periostalen Fläche (vgl. Tabelle 4 F₂).

K_2/K = Vergrößerung des Diaphysenvolumens von dem Stadium von 105 mm zu dem von 421 mm SSL bei Berücksichtigung einer Resorption.

K_2-K_1 = erforderliche Vermehrung des Diaphysenvolumens

im Stadium des 3-Monate-Kindes bei Berücksichtigung einer Resorption.

K_2/K_1 = Multiplikationsfaktor für die Vermehrung des Diaphysenvolumens bei Berücksichtigung einer Resorption.

K_3 = absolute Größe des Diaphysenvolumens beim Erwachsenen (43 Jahre ♂).

K_3/K = entsprechendes K_1/K .

K_4 = entsprechendes K_2 .

K_4/K = entsprechendes K_2/K .

K_4-K_3 = entsprechendes K_2-K_1 .

K_4/K_3 = entsprechendes K_2/K_1 .

K_3/K_1 = Vergrößerung des Diaphysenvolumens zwischen dem Stadium des 3-Monate-Kindes und dem des Erwachsenen.

hinzugezählt werden. Schließlich nimmt die Lehre von der Resorption und Apposition an, daß auch die Histogenese nur über diese beiden Vorgänge möglich sei. Da diese Histogenese, besonders als Osteonbildung durch Bildung Haversscher Räume und deren Neuauffüllung mit lamellärer Knochensubstanz, sozusagen innerhalb des hier untersuchten Volumens stattfinden soll, wäre dem errechneten Faktor noch ein weiterer hinzuzuschlagen, dessen Größe kaum abzuschätzen ist.

Der Vergleich zwischen den beiden Faktoren 2,8 und 1,6 für den Mehraufwand durch Resorption bis zum Säuglingsalter bzw. zum Erwachsenen legt den Schluß nahe, daß in der fetalen und postnatalen Periode verschiedene Wachstumsverhältnisse vorliegen. In der Fetalzeit überwiegt die Markraumvergrößerung gegenüber der Knochenzunahme, während in der postnatalen Zeit die appositionelle Knochenvergrößerung eine erhebliche Rolle spielt. Diese morphologischen Erhebungen werden durch das Ergebnis radioautographischer Untersuchungen (vgl. Leblond und Mitarbeiter 1955, 1956) bestätigt.

Die bisherigen Schlüsse wurden durch Untersuchung der Querschnitte von Femur, Tibia und Humerus gewonnen. Die Berechtigung, die Fibula hier anzuschließen, wird unten nachgewiesen. Sonderverhältnisse bietet die Querschnittsentwicklung von Radius und Ulna dar. Topographisch einander entsprechende Querschnitte durch diese Knochen aus verschiedenen Fetalzeiten geben nur in gewissen Bereichen das morphologische Bild einer fortlaufenden Querschnittsausgestaltung. Innerhalb der einzelnen Querschnittshöhen lassen sich bestimmte Lebenszeiten morphologisch zu Gruppen zusammenfassen. Bei der Querschnittshöhe 4 des Radius sind es voraussichtlich 5 Gruppen (Abb. 16): 1. 58,74; 2. 105; 3. 172, 247, 282; 4. 335; 5. 421 mm SSL. Beim Querschnitt 7 des Radius lassen sich 6 Gruppen bilden (Abb. 17): 1. 74; 2. 105; 3. 172; 4. 247, 282; 5. 335; 6. 421 mm SSL. In den beiden Querschnittshöhen der Ulna lassen sich jeweils 4 Gruppen aufstellen, Höhe 4 (Abb. 20): 1. 58, 74, 105; 2. 172, 247, 282; 3. 335; 4. 421 mm SSL und Höhe 7 (Abb. 21): 1. 74; 2. 105, 172, 247, 282 (?); 3. 335; 4. 421 mm SSL. Diese morphologische Gruppierung läßt sich durch Betrachtung der metrischen Verhältnisse (Abb. 35 und 36) bestätigen. Besonders klar tritt bei der Querschnittshöhe 4 des Radius die 3. Gruppe, 172, 247, 282 mm SSL, in der Gesamtfläche des

Querschnittes als zusammengehöriger Kurvenzug auf. Weniger eindeutig sind die Werte der zeitlich davor- oder dahinterliegenden Querschnitte, für die nur einzelne Individuen zur Verfügung standen. Auffälligerweise jedoch zeigt der Kurvenverlauf für die chondrale Fläche mindestens 4 voneinander gesonderte Abschnitte. Ebenso bedeutsam dürfte die plötzliche Zunahme an periostaler Fläche und periostaler Masse bei den Feten von 282 und 335 mm SSL sein, der eine erhebliche Verminderung zum Stadium von 421 mm hin folgt.

Der Eindruck, korrespondierende Schnitthöhen von Radius und Ulna seien nicht oder nur beschränkt homolog, bestätigt sich an den weiteren Querschnittshöhen. Da bei der Schnitthöhe 7 des Radius die 6 morphologischen Gruppen nur jeweils durch ein Individuum besetzt sind, gibt die Kurve der Entwicklung der Gesamtfläche (Abb. 35) diese Differenzen nicht eindeutig wieder. Jedoch ist der gebrochene Kurvenverlauf der 3 weiteren Flächenmaße als Bestätigung des morphologischen Befundes anzusehen.

Für die Querschnittshöhe 4 der Ulna sind entsprechende Kurvenabschnitte bei der Gesamtfläche, periostalen Fläche und periostalen Masse auszumachen (Abb. 36). Die chondrale Fläche ist wegen ihrer Kleinheit schwer zu beurteilen. Gegenüber den besprochenen Skelettelementen zeigen Radius und Ulna in der Querschnittshöhe 4 eine erhebliche Zunahme an chondraler Fläche, die bei den anderen Knochen nur an den Skelettenden beobachtet wurde. Nach dem Kurvenverlauf für die Querschnittshöhe 7 der Ulna ist die oben nach dem Querschnittsbild morphologisch zusammengefaßte Gruppe 2, nämlich 105, 172, dann 247 und schließlich 282 mm SSL, voraussichtlich in 3 Untergruppen aufzulösen. Die Entwicklung der chondralen Fläche und der periostalen Anteile verläuft bei Radius und Ulna annähernd parallel, was bei der konstruktiven Koppelung beider verständlich erscheint. Bei derart wechselnden Verhältnissen in der Querschnittsentwicklung liefert die Ermittlung des prozentualen Verhältnisses zwischen periostaler Masse und Fläche kein interpretierbares Bild (Abb. 37).

Die Fibulaquerschnitte geben auf Grund der sehr variablen Form keinen morphologischen Anhaltspunkt für die Beurteilung der Entwicklungsvorgänge. Quantitativ verläuft die Querschnittsentwicklung derjenigen der Tibia parallel. Dies fällt im Fibulaquerschnitt 4 infolge der plötzlichen Zunahme der chondralen Fläche, beginnend bei 247 mm SSL, auf (Abb. 38). Die chondrale

Fläche übertrifft dann aber im Vergleich zur Tibia die periostale erheblich an Größe. Damit zeigt die Fibula im Entwicklungsmodus eine Zwischenform zwischen dem von Tibia, Femur und Humerus auf der einen und dem der Unterarmknochen auf der anderen Seite. Die Querschnittshöhe 7 unterliegt einem ähnlichen Entwicklungsablauf wie Höhe 4. Der Querschnittshöhe 7 der Tibia entsprechende Verhältnisse weist die Fibula erst in der Schnitthöhe 8 auf. Wie bei der Tibia haben bei Abschluß der hier untersuchten Entwicklungsperiode an der Fibula die Querschnittshöhen 4 und 8 gleich große periostale Flächen und Masse. Die Schnitthöhe 8 der Tibia konnte im einzelnen nicht quantitativ untersucht werden, da hier überwiegend knorpelige Anteile vorliegen. Tibia und Fibula zeigen wie Radius und Ulna infolge der konstruktiven Koppelung z. T. parallele Entwicklungserscheinungen. Auf der anderen Seite treten in der Entwicklung jedes Skelettelementes Eigenheiten zutage, die voraussichtlich zu der für den einzelnen Knochen spezifischen Struktur 2. Ordnung führen.

Aus der Entwicklung der Fibula läßt sich ein bedeutsamer Schluß ziehen. Eine Untersuchung der Querschnittsformen der Knochen des Erwachsenen (Knese, Hahne und Biermann, 1955) ergab, daß die Größe der Querschnittsfläche des Femur annähernd gleich bleibt, die Form des Querschnitts aber erheblich wechselt. Die Querschnittsform des Femur variiert zwischen einem Dreieck und einer Ellipse. Eine sehr flache Ellipse mit der langen Achse in der Sagittalen wies ein Schnitt durch einen rachitischen Femur auf. Für die Flächengröße des mittleren Tibiarquerschnittes konnte Auerbach (persönliche Mitteilung) an 34 Individuen den Zentralwert von $2,94 \text{ cm}^2$ und die Schwankungsgröße ($g\ 5 = 5\%$, $g\ 95 - 95\%$) von $\pm 0,90$ nachweisen. Die Fibulaquerschnitte zeigen bereits in der fetalen Periode große Formdifferenzen, wie sie auch vom Erwachsenen her bekannt sind (Kühn, 1933). Diese Vielfalt der Formen ist aber nach den vorliegenden Befunden voraussichtlich an gleich große Querschnittsflächen gebunden, so daß topographisch einander entsprechende Querschnittshöhen in verschiedenen Lebensaltern wohl aus homologem Material aufgebaut sind. Die Homologie entsprechender Querschnitte läßt sich nicht morphologisch, aber quantitativ im Ablauf der Entwicklungserscheinungen nachweisen. Demgemäß sind bei Untersuchung der Querschnittsentwicklung zwei Faktoren zu unterscheiden, die Querschnittsform und die Masse des Materials. Diese Unterscheidung

müßte auch bei einer detaillierten Untersuchung von Radius und Ulna beachtet werden.

Die morphologisch nachweisbare verschiedenartige Entwicklung der Skelettelemente wird durch Untersuchungen von Organkulturen (Fell, 1954, 1956 a) bestätigt. Die langen Knochen zeigen in der Kultur zwar eine gleichartige Differenzierung, aber in verschiedenem Tempo. Die Reaktion der Skelettelemente auf Hormone und Vitamine, die dem Medium zugesetzt werden, ist verschieden stark.

In normalem Kulturmedium bilden die Skelettelemente geordnet nach dem Tempo der histogenetischen Differenzierung folgende Reihe: Femur, Humerus, Tibia, Ulna und Radius. Der Zusatz von 1-Thyroxin zum Medium (Fell, 1954, 1956 a; Fell und Mellanby, 1955) führt zunächst zur Beschleunigung der Differenzierung und des Wachstums, dann aber zur Wachstumshemmung und Zelldegeneration. Unter Beifügung von Vitamin A (Fell, 1954, 1956 a, b; Fell und Mellanby, 1952) zeigt der Knorpel des Schaftes einen Verlust der Metachromasie. Schließlich tritt bei Zusatz von Insulin (Chen, 1954; Fell, 1954, 1956 a) eine Verzögerung des Längenwachstums des Schaftes und eine Verdickung der Knochenenden auf. Für die Stärke der Auswirkung der Stoffe auf die Skelettelemente sind folgende Reihen aufzustellen:

Insulin: Humerus, Tibia, Femur, Radius, Ulna.

Vitamin A: Femur, Tibia, Humerus, Radius, Ulna.

1-Thyroxin, Knospen von 4–4½ Tagen: Humerus, Tibia, Femur, Radius, Ulna.

1-Thyroxin, Knospen von 6 Tagen: Radius, Humerus, Ulna, Femur, Tibia.

Fell (1954) kommt zu dem Schluß, daß die einzelnen Skelettelemente ihre eigene physiologische Individualität besitzen, die die Reaktion auf verabreichte Agentien bestimmt. Weiterhin bestehe eine Abhängigkeit vom Alter des Spenderindividuums. Im Vergleich zu unseren Untersuchungen ist festzustellen, daß bei normaler Entwicklung und unter Auswirkung der geprüften Stoffe Femur, Tibia und Humerus an erster Stelle stehen. Für eine individuelle Entwicklung auch dieser Knochen spricht, daß sie ihre Plätze in der Reihe vertauschen. Radius und Ulna bilden den Schluß der Reihe. Sie zeigen eine geringe oder gar keine Auswirkung der zugefügten Substanzen. Nur bei 6-Tage-Knospen in 1-Thyroxin-Medium ist die Reihenfolge umgekehrt. Damit dürfte die Sonderstellung von Radius und Ulna in der Entwicklung gesichert sein.

Der Vergleich zwischen den 6 untersuchten Skelettelementen ergibt, daß jeder Knochen als individuelles Gebilde auf-

zufassen ist. Weiterhin sind metrisch homologe Querschnitte von Femur, Tibia, Fibula und Humerus mit allergrößter Wahrscheinlichkeit in den verschiedenen Fetalzeiten auch aus homologem Material aufgebaut. Es soll noch darauf hingewiesen werden, daß eine geringfügige Abweichung von der zur Untersuchung festgelegten Querschnittshöhe bereits wesentlich andere Verhältnisse in der Querschnittsgestaltung aufzeigt. Diese Tatsache berechtigt zu dem Schluß, daß metrisch proportionale Querschnitte voraussichtlich auch aus homologem Material — mit Ausnahme von Radius und Ulna — bestehen. Radius und Ulna zeigen dagegen eine Sonderentwicklung. Aus der Untersuchung eines einzelnen Skelettstückes können daher keine allgemeinen Wachstumsregeln abgeleitet werden. Es muß als eine Tücke des Objektes angesehen werden, daß Kölliker (1895), der allerdings auch einzelne andere Knochenquerschnitte untersucht hat, auf Grund der Feststellungen seines Schülers Heuberger (1875) an Radius und Ulna den Auffassungen von Strelzoff (1873, 1874) entgegengetreten ist. Heuberger hat das Schwein untersucht, Strelzoff den Femur der Taube. Ihre Ergebnisse lassen vermuten, daß die Entwicklung der gleichen Skelettelemente bei verschiedenartigen Species auch gleichartig abläuft. Auf Grund des Untersuchungsgutes mußte Strelzoff den Eindruck einer fortlaufenden Entwicklung der Skelettelemente gewinnen. Kölliker und Heuberger mußten dagegen zu der Auffassung kommen, daß eine fortlaufende grundsätzliche Umgestaltung stattfände. Metrisch einander entsprechende Abschnitte von Radius und Ulna sind nach unseren Untersuchungen nur in beschränkten Entwicklungsperioden homolog, und zwar nach Form und Material. Dieser letztere Zusatz ist nach den an der Fibula gewonnenen Ergebnissen erforderlich. In den anderen Entwicklungszeiten sind topographisch einander entsprechende Querschnitte voraussichtlich weder nach Form noch Material homolog. Ob auch die dritte Möglichkeit vorliegt, daß Querschnitte sich wohl im Material, aber nicht in der Form entsprechen, kann nicht entschieden werden. Auffällig ist, daß der chondralen Fläche in der Entwicklung der Radius- und Ulnaquerschnitte eine große Bedeutung zukommt. Ähnliche Verhältnisse dürften bei den übrigen untersuchten Skelettelementen in den epiphysennahen Teilen, und zwar nur in dem Entwicklungsbereich zwischen 250 und 300 mm SSL, eine Rolle spielen.

Die Beurteilung der Wachstumsverhältnisse ist recht schwierig, da hierbei verschiedenartige Vorgänge mit wechselnder

Intensität zu beachten sind. Sämtliche Wachstumskurven zeigen in bestimmten Lebensbereichen eine Retardierung im Ablauf der jeweils beobachteten Erscheinung.

Ähnliche Abläufe sind bereits für andere Phänomene während der Entwicklung beschrieben worden. Roche und Garcia (1936, Femur und Tibia) und Roche, Roche und Marcelet (1938, Schädeldach, Schulterblatt) haben den Gehalt an Stickstoff und Phosphor, als Repräsentanten der organischen und anorganischen Komponenten des Knochens, bei Ratten nach der Geburt untersucht. Die absolute Zunahme an Stickstoff ist geringer als die an Phosphor. Während der prozentuale Stickstoffgehalt in zwei Etappen abnimmt, steigt der prozentuale Phosphorgehalt nach der Geburt zuerst an (bis 25–30 g Körpergewicht), um bei 45 g Körpergewicht für eine bestimmte Zeit hin annähernd gleich zu bleiben. Dann folgt bis 150 g ein Anstieg zum Wert der Erwachsenen, der nach einer gewissen Zeit etwas abnimmt. Es liegen also drei Etappen vor, und diese chemische Entwicklung verläuft in Schüben. Wachstum ist nach Schmalhausen (1926) stets ein rhythmisch verlaufender Vorgang.

Die Entwicklung der Extremitätenquerschnitte läßt ebenfalls Entwicklungsschübe (vgl. Strelzoff, 1873) vermuten. Bis zu Stadien von 150 mm SSL überwiegt die Querschnittsvergrößerung durch Anlagerung von Bälkchen, die durch weite Spalten voneinander getrennt sind, über die Bildung periostalen Knochens. Bei Keimlingen, zwischen 250 und 300 mm SSL findet dagegen eine erhebliche Zunahme an periostaler Knochenmasse statt. Die intertrabekulären Räume werden verengt, die Bälkchen schließen sich zu kompakter Knochenmasse zusammen. Demgemäß steigt in diesem Bereich die prozentuale Besetzung der periostalen Fläche durch periostalen Knochen auf etwa 85–90% an. Hier liegt also ein anderer Wachstumsvorgang vor als in der vorangegangenen Entwicklungsperiode. Gegenüber der zuvor relativ stärkeren Flächenvergrößerung des Querschnittes erfolgt nunmehr eine Flächenbesetzung. Mit Schmalhausen und Stepanowa (1926) könnte von einem Wechsel zwischen Wachstums- und Differenzierungsperioden gesprochen werden. Jenseits 300 mm SSL nimmt die prozentuale Besetzung der periostalen Fläche durch periostalen Knochen infolge Vergrößerung der Querschnittsfläche, verbunden mit relativ geringer An- und Ausbildung von Knochen, ab. Zur Zeit der Geburt steigt die Flächenbesetzung auf 95% an durch endgültige Ausbildung des kompakten Knochens und Umstellung der Knochenbildung von Bälkchenablagerung auf Bildung von periostalen Tangentiallamellen und Kleinstosteonen. Petersen (1930) gibt auf

Grund der Diskussionsbemerkung von Barfurth zu Gebhardt (1902) an, daß die Menge des Knochens unter 50% des Knochenvolumens liege. In der gedruckten Diskussionsbemerkung von Barfurth ist jedoch keine Zahl genannt. Nach unseren Erhebungen ist der prozentuale Anteil der Knochensubstanz am Knochenvolumen der Kompakta jedoch erheblich größer. Verschiedenartige Entwicklungs- bzw. Wachstumsvorgänge mit voneinander abweichender zeitlicher Intensität durchflechten sich. Dies ist an mehr oder minder deutlichen Absätzen der Wachstumskurven zu erkennen.

Die Knochen des Fetus von 323 mm SSL weisen eine Querschnittsentwicklung auf, die bei Erhaltung einiger Grundprinzipien von derjenigen der anderen Feten erheblich abweicht. Auch in der Knochenbildung zeigen sich Besonderheiten, die die Eigenheiten des Bildungsmodus, besonders bei Vorbildung von Fasern, extrem betonen. Darüber hinaus wies dieser Fetus ektopische Knochenbildungen auf, die nach dem Ort ihres Auftretens den sog. Exerzier- und Reitknochen, beide rechts, entsprechen müßten. Die Querschnittsgliederung mit einem zentralen, gröberen und überwiegend zirkulär ausgerichteten Bälkchenwerk und peripheren, sehr feinen und radiär eingestellten Trabekeln entspricht dem Bilde einer Periostitis ossificans syphilitica (vgl. Pick, 1929). Auffälligerweise ist die histogenetische Ausreifung des zentralen Anteiles des Querschnittes sehr weit fortgeschritten. Es finden sich Osteone und Tangentiallamellen in sehr verschiedenartiger Ausreifung. Zawisch (1926), die einen ähnlichen Femur abbildet, ist der Meinung, die Menge der eingeschlossenen Gefäße lasse die Bälkchen nicht zur normalen Dicke heranwachsen. Früher (Knese, 1956b) wurde die Vermutung ausgesprochen, die Vorbildung der Fasern sei wenig oder kaum, dagegen der Zusammenschluß der Fasern durch Interfibrillärsubstanz erheblich gestört. Anlässlich der Befundschilderung konnten hier auch in den distalen Teilen der Skelettstücke Verschiebungen der Appositionsgebiete wahrscheinlich gemacht werden.

Der Eindruck, daß die vorliegende Störung bei dem Fet von 323 mm SSL nur an Teilprozessen des Verknöcherungsvorganges angreift, wird durch eine quantitative Betrachtung der Querschnittsentwicklung bestätigt. Hierzu ist ein Vergleich zwischen den bei normaler Entwicklung zu erwartenden Flächenmaßen und den tatsächlich erreichten durchzuführen (Tabelle 6). Obwohl die vorliegenden Wachstumskurven infolge der geringen Anzahl der untersuchten Individuen nur einen approximativen Charakter haben, läßt sich aus ihnen ein Erwartungswert entnehmen, der für das Stadium von 323 mm SSL eine gewisse Wahrscheinlichkeit für sich hat. Mit diesem Erwartungswert ist der gemessene zu vergleichen und die Abweichung in Prozent anzugeben.

Die beiden Femurschnitte 4 und 7 zeigen in der Gesamtfläche eine geringe Vergrößerung von 8%. Sie ist in beiden Schnitten auf eine Vergrößerung der periostalen Fläche zurückzuführen, wobei im Schnitt 4 die chondrale Fläche gegenüber der zu erwartenden Norm wesentlich verkleinert ist. Bei der Tibia

Tabelle 6

Flächenmaße der Knochenquerschnitte des Feten von 323 mm SSL
(Periostitis ossificans syphilitica)

	Knochen- quer- schnitt	Gesamtfläche (mm ²)		Chondrale Fläche (mm ²)		Periostale Fläche (mm ²)	
		Gemessener Wert	Erwartungs- wert*	Gemes- sener Wert	Erwar- tungs- wert*	Gemes- senen Wert	Erwar- tungs- wert*
Femur	4	29,4	27,2	8,3	9,9	21,1	16,8
	7	58,0	53,4	43,2	42,4	14,8	9,2
Tibia	4	25,8	25,4	13,6	10,1	12,2	17,3
	7	31,6	19,9	21,6	11,6	10,0	10,2
Fibula	4	9,4	7,7	4,3	3,9	5,1	3,6
	7	10,4	7,9	6,2	3,9	4,2	3,8
	8	12,9	8,9	10,4	5,6	2,5	2,6
Humerus ..	4	23,8	22,7	16,6	13,7	7,2	9,5
	7	24,0	21,9	11,0	12,8	13,1	9,4
	8	37,7	36,0	25,6	27,3	12,1	8,3
Radius.....	4	9,2	10,9	3,3	4,9	5,9	5,9
	7	8,2	13,2	7,8	8,9	0,5	4,6
Ulna	4	7,8	11,3	4,0	3,3	3,8	8,2
	7	10,9	9,9	10,2	7,6	0,7	2,5

* Erwartungswert: derjenige, der nach den Wachstumskurven (Abb. 30, 31, 32, 35, 36, 38) für das Stadium von 323 mm SSL zu erwarten wäre.

und Fibula sind die distalen Partien in der Gesamtfläche erheblich größer. Diese Vergrößerung beruht überwiegend auf einer Zunahme der chondralen Fläche. Die periostale Fläche ist nur in den Fibulaschnitten 4 und 7 größer als die zu erwartende, sonst kleiner, besonders im Schnitt 4. Der Humerus zeigt in der Gesamtfläche nur eine geringfügige Vergrößerung. Sie beruht im Schnitt 4 auf einer Vergrößerung der chondralen Fläche, während die periostale Fläche verkleinert ist. In den Querschnitten 7 und 8 des Humerus ist das Verhältnis der beiden Querschnittsanteile genau umgekehrt. Die Ulna weist eine Verkleinerung der Gesamtfläche auf, die im Schnitt 4 auf der Verkleinerung der chondralen und im Schnitt 7 der periostalen Fläche beruht. Der Radius zeigt dagegen im Schnitt 4 eine erhebliche Verkleinerung und in 7 eine geringfügige Vergrößerung. In beiden Schnitten ist die chondrale Fläche etwas vergrößert, die periostale aber erheblich kleiner als zu erwarten. Die periostale Knochenmasse, d. h. jene Fläche, die von periostal gebildeten Knochenbälkchen besetzt ist, erscheint in allen Schnitten durch die zarten peripheren Bälkchen wesentlich verkleinert. Die Verkleinerung beträgt im Mittel 23,6% mit einem Minimum von 3,4 bei der Tibiaschnitthöhe 4 und

dem Maximum beim Radius mit 54,8%. Der größere Teil der Werte liegt in der Nähe des Mittelwertes. Ein Prinzip ist in diesen Abweichungen von der Norm mit Ausnahme der Verringerung der periostalen Knochenmasse nicht zu erkennen. Im allgemeinen zeigt die Ausbildung der periostalen und chondralen Fläche ein genau entgegengesetztes Verhalten. Dies spricht dafür, daß beide Querschnittsanteile eine weitgehend selbständige Entwicklung durchmachen. Auch das Auftreten von ektopischen Knochenbildungen weist darauf hin, daß offensichtlich ein übergeordnetes regulatives Prinzip für die Zusammenfügung der auf verschiedenem Wege gebildeten Knochenanteile nicht zur Auswirkung kommt. Follis und Park (1952) und Park (1954) haben darauf hingewiesen, daß bei vielen Erkrankungen eine Dissoziation zwischen der Wachstumsaktivität der Knorpel- und Periostzellen auftritt. Bei der kongenitalen Syphilis wächst der Knorpel weiter, während die Osteoblasten inaktiviert sind.

Diese Beobachtung über eine differente Entwicklung der Knochenanteile verschiedener Herkunft bei Vorliegen einer Erkrankung fügt sich zwanglos in das Ergebnis der Untersuchung der Querschnittsentwicklung unter (voraussichtlich) normalen Verhältnissen ein. Die untersuchten Erscheinungen des Querschnittsbildes zeigen jeweils einen eigenen (im mathematischen Sinne) funktionalen Ablauf ihrer Entwicklung. Bei der Querschnittsausgestaltung bzw. dem Knochenwachstum sind 7 weitgehend voneinander unabhängige Entwicklungsphänomene zu unterscheiden. Diese Phänomene könnten als unabhängige Variable oder Parameter der Knochenentwicklung aufgefaßt werden. Dazu gehören: Knochenlänge, Gesamtquerschnittsfläche, chondrale Fläche, periostale Fläche, periostale Knochenmasse, wahrscheinlich auch chondrale Knochenmasse, und schließlich die Formgestaltung des Querschnittes. Weiterhin zeigen die Faktoren der Querschnittsentwicklung in den verschiedenen Querschnittshöhen einen anderen funktionalen Bezug zur SSL. Als weitere Parameter sind die Ausbildung der Knochenstruktur und die sich verändernden Beziehungen zur Umgebung hinzuzufügen. Die Beziehungen zum umgebenden Gewebe spiegeln sich in der verschiedenartigen Knochenbildung wieder.

Zu diesen neun Parametern der Knochenentwicklung, die sich auf Grund unserer Untersuchungen ergeben, können weitere aus Angaben der Literatur hinzugefügt werden. Es wurde nachgewiesen, daß sich im Laufe der Entwicklung die Masse der anorganischen Einlagerungen verändert (Schreger, 1833, nach Strelzoff, 1874; Kramer und Shear 1927, 1928, vgl. die Angaben über Alters-

differenzen bei Knese, Hahne und Biermann, 1954) und daß sich damit auch das Verhältnis zwischen organischer und anorganischer Substanz verschiebt (Roche und Garcia, 1936). Die Phosphataseaktivität nimmt mit zunehmendem Lebensalter ab (Roche, Filippi und Leandri, 1937). Schließlich wurde die Formentwicklung einzelner Skeletteile verfolgt (Lange und Pitzen, 1921; v. Lanz und Hennig, 1953; v. Lanz und Mayet, 1953; Hipp, 1953; Felts, 1954). Diese Untersuchungen ergaben u. a., daß sich die einzelnen Merkmale eines Skelettstückes, wie Form und Stellung der Gelenkkörper, als selbständige Phänomene während der Entwicklung darstellen lassen. Die Anzahl der Parameter, die die Entwicklung eines Skelettstückes bedingen, erhöht sich damit schätzungsweise auf 30–50 oder mehr. Der Entwicklungsvorgang ist ein recht differenziertes Geschehen, das nicht nur eine Größenänderung, sondern auch eine Form- und Strukturveränderung der einzelnen Teile umfaßt. Geringfügige Variationen noch im Bereich der sogenannten Norm führen zu der Fülle der Formen, die von den Skelettstücken des Erwachsenen her bekannt sind. Bei Vorliegen einer größeren Anzahl von Entwicklungsparametern ist jedoch größte Vorsicht bei Deutung einzelner Phänomene im Sinne einer Wachstumstheorie geboten. So dürfte ein Formvergleich von Knochen aus verschiedenen Lebensaltern noch nicht zur Aufstellung einer Wachstumstheorie ausreichen, selbst wenn noch einige weitere Zeichen eine Stütze für eine derartige Interpretation abgeben sollten (u. a. Kölliker, 1873; Burkhard und Petersen, 1928; Brash, 1934; Lacroix, 1949, 1951; Weinmann und Lindner, 1955). Knochen aus verschiedenen Lebenszeiten sind einander geometrisch nicht ähnlich. So stellte Kreuzer (1932) fest, daß der Femur vom Meeresschweinchen wohl in allen Dimensionen, aber nicht im gleichen Maße, wächst. Mit der Größenzunahme ist nämlich eine sog. allometrische Formänderung verbunden; Ertelt (1955) konnte den Formwandel der Skelettelemente verschieden großer Säugetiere z. T. festigkeitstheoretisch deuten und nachweisen, daß die Ausbildung der Knochenstruktur an verschiedene Größenklassen gebunden ist. Dieser Form- und Strukturwandel hat mit der ontogenetischen Entwicklung der Skeletteile beim Menschen manches gemeinsam.

Jedes Skelettorgan stellt wahrscheinlich im ganzen ein Wachstumsfeld dar (vgl. Weiss, 1926), aus einer Fülle von Teilfeldern mit jeweils weitgehender Selbständigkeit aufgebaut. Als relativ selbständige Verknöcherungszentren treten z. B. bereits die Kno-

chenkerne auf. Schnegel (1855, nach Bidder, 1906) hat für das Rumpf- und Extremitätenskelett bei 180 Skelettstücken 1500 Verknöcherungspunkte angegeben, wobei etwa 500 auf die Wirbel, 30 das Sternum, 150 die Rippen, 40 den Schulter- und Beckengürtel sowie 600 die Extremitäten kommen.

Die Beziehung zwischen den einzelnen Entwicklungsfaktoren, die Formgestaltung und Ausbildung der Skelettstücke bestimmen, ist recht schwierig nachzuweisen. Die Querschnittsuntersuchung legt die Vermutung nahe, daß als Schrittmacher der Querschnittsvergrößerung der chondrale Querschnittsanteil verantwortlich ist. Der Knochen chondraler Herkunft eilt in der Histogenese, der Ausbildung der Strukturen 3. Ordnung, dem periostalen voraus. Weiterhin veranlaßt offensichtlich der chondrale Knochen in den freien chondralen Flächen das Periost zur Bildung von Knochen durch frühe Osteogeneseformen, während am übrigen Umfang des Skelettstückes bereits die Knochenbildung unter Vorbildung von Fasern erfolgt. Diese Auffassung wird durch experimentelle Untersuchungen von Studitski (1936) (auf Grund früherer Untersuchungen von 1932 und 1934 sowie die anderer Autoren, u. a. Fischer, 1931) gestützt. Danach würde der Knorpel das sich entwickelnde skelettogene Gewebe stimulieren, zur Differenzierung veranlassen, die knorpelbildende Potenz einschränken und die Feinstruktur bestimmen. Der Knorpel bzw. der Knochen chondraler Herkunft wäre damit nicht nur ein Modell und Platzhalter, sondern hätte für die gesamte Skelettentwicklung eine entscheidende Bedeutung.

Zusammenfassung

1. An 11 Individuen von 34–421 mm SSL wird die Entwicklung des Querschnittes von Femur, Tibia, Fibula, Humerus, Radius und Ulna in jeweils 4 metrisch einander entsprechenden Querschnittshöhen untersucht. Die Ausgestaltung der Querschnittsform, Art und Ort der Knochenbildung sowie die Histogenese des Knochengewebes wurden verfolgt.

2. Femur, Tibia und Humerus zeigen während der Fetalentwicklung eine fortlaufende Ausgestaltung ihres Querschnittes zu jener Form, die vom Erwachsenen her bekannt ist. Die Querschnittsausgestaltung wird durch verschieden starke Apposition von Bälkchen an den verschiedenen Punkten des Umfanges erreicht. Der trabekuläre Knochen wird durch Verdickung der Bälkchen und Ein-

engung der intertrabekulären Spalten zu kompaktem Knochen. Es wechseln Phasen der Apposition mit solchen des Zusammenschlusses zu kompaktem Knochen.

3. Der Modus der Knochenbildung ist nach Lebensalter und Lage des Querschnittes im Skelettstück verschieden. Mit dem Zusammenschluß zu kompaktem Knochen ist eine histogenetische Differenzierung zu Strukturen 3. Ordnung, Osteonen und Tangentiallamellen in primitiver Ausbildung, verbunden. Dabei ergibt sich ein Differenzierungsgefälle von der Markhöhle zum Periost hin.

4. Durch Flächenmaße läßt sich das Wachstum der einzelnen Querschnittsanteile, funktional bezogen auf die SSL, bestimmen. Es zeigt sich, daß die einzelnen Teile des Querschnittes einer eigenen funktionalen Gesetzlichkeit gehorchen. Aus unseren Untersuchungen ergeben sich mindestens 9 voneinander unabhängige Parameter, die die Ausbildung der Skelettstücke beherrschen. Nach Angaben der Literatur sind mindestens 30–50 derartige Parameter für das Knochenwachstum anzunehmen.

5. Auf Grund der Flächenmaße und der Länge der Skelettstücke wird das Wachstum der Diaphysen als Volumenzunahme im Vergleich zwischen den Individuen von 105 und 421 (etwa 3-Monate-Kind) mm SSL sowie einem Erwachsenen (Mann, 43 Jahre) berechnet. Bis zum 3. Lebensmonat beträgt die Volumenzunahme zwischen dem 36fachen (Humerus) und 136fachen (Fibula) und bis zu dem Erwachsenen zwischen dem 2390fachen (Humerus) und 5590fachen (Tibia). Bei wechselweiser Resorption und Apposition müßten diese Zahlen bis zum 3-Monate-Kind mit 2,8 und bis zum Erwachsenen mit 1,6 multipliziert werden.

6. Die Fibula zeigt z. T. eine Sonderentwicklung. Die Querschnittsform weist bereits in der Fetalperiode die vom Erwachsenen her bekannte Vielgestaltigkeit auf. Quantitativ läuft dagegen das Querschnittswachstum ähnlich dem der Tibia ab.

7. Radius und Ulna besitzen einen Entwicklungsmodus, der von dem der anderen untersuchten Skelettstücke grundsätzlich abweicht. Metrisch homologe Querschnitte lassen sich morphologisch und quantitativ nur in bestimmten Fetalbereichen miteinander vergleichen.

8. Jedes Skelettstück hat einen eigenen Entwicklungsablauf, so daß an einem Knochen erhobene Befunde nicht oder nur beschränkt

verallgemeinert werden können. Diese Eigenentwicklung führt offensichtlich zu der für den einzelnen Knochen spezifischen Struktur 2. Ordnung.

Schrifttum

- Bhaskar, S. N., J. P. Weinmann, J. Schour and R. O. Greep: The growthpattern of the tibia in normal and ia rats, *Am. J. Anat.* **86** (1950) 439—478. — Bhaskar, S. N., J. P. Weinmann and J. Schour: The growth rate of the tibia of the ia rat from 17 days insemination age to 30 days after birth, *Anat. Rec.* **119** (1954) 231—246. — Bidder, A.: Osteobiologie. *Arch. f. mikrosk. Anat.* **68** (1906) 137—213. — Brash, J. C.: Some Problems in Growth and Developmental Mechanics of Bone. *Edinburgh, Med. Journ.* (n. S.) **41** (1934) 305—387, 363—387. — Burkhardt, L., und H. Petersen: Über den Umbau im wachsenden Knochen. *Z. Zellforsch.* **71** (1928) 55—61. — Burtscher, H.: Das Wachstum der Extremitäten beim Menschen und bei Säugetieren von der Geburt an. *Anat.* **2** (1877) 357—374. — Chen, J. M.: The effect of insulin on embryonic limb-bones cultivated in vitro. *J. Physiol.* **125** (1954) 148—162. — Dantschakoff, W.: Über die Entwicklung des Knochenmarks bei den Vögeln und über dessen Veränderungen bei Blutentziehung und Ernährungsstörungen. *Arch. mikr. Anat.* **74** (1909) 855—926. — Deme-ter, G., und Z. Mátyás: Mikroskopische vergleichend-anatomische Studien an Röhrenknochen mit besonderer Rücksicht auf die Unterscheidung menschlicher und tierischer Knochen. *Z. Anat.* **87** (1928) 45—99. — Ertelt, W.: Untersuchungen über Körpergröße und Knochenstruktur bei Säugetieren. *Zool. Jb. (Anat.)* **74** (1955) 588—638. — Fell, H. F.: The histogenesis of cartilago in the long bones of the embryonic fowl. *J. Morph.* **403** (1925) 417—459. — Fell, H. B.: The effect of hormones and vitamin A on organ cultures. *Ann. N. Y. Ac. Sci.* **58** (1954) 1183—1187. — Fell, H. B.: Skeletal development in tissue culture. *Biochemistry and Physiology of Bone*, ed. G. H. Bourne, New York 1956 a. — Fell, H. B.: Effect of excess vitamin A on organized tissues cultivated in vitro. *Brit. Med. Bull.* **12** (1956 b) 35—37. — Fell, H. B., and E. Mellanby: The biological action of thyroxine on embryonic bones grown in tissue culture. *J. Physiol.* **127** (1955) 427—447. — Felts, W. J. L.: The prenatal development of the human femur. *Am. J. Anat.* **94** (1954) 1—44. — Fischer, A.: Wachstum von hyalinem Knorpel in vitro. *Roux' Arch.* **125** (1931) 203—210. — Follis, R. H., und E. A. Park: Some observations on bone growth, with particular respect to zones and transverse lines of increased density in the metaphysis. *Amer. J. Roentgenol.* **68** (1952) 709—724. — Gebhardt, W.: Über qualitative und quantitative Verschiedenheiten der gestaltenden Reaktion des Knochengewebes. *Anat. Anz.* **21** (1902) 65—91. — Heuberger, A.: Ein Beitrag zur Lehre von der normalen Resorption und dem interstitiellen Wachstum des Knochengewebes. *Verh. phys. med. Ges. Würzburg* **8**, (1875), 19—42. — Hipp, E.: Die embryonale Entwicklung der Retroposition und Retroversion der Kniegelenkskörper. *Z. Anat.* **117** (1953) 346—381. — Knese, K.-H.: Allgemeine Bemerkungen über Belastungsuntersuchungen des Knochens sowie spezielle Untersuchungen am Oberschenkel unter der Annahme einer Krankon-

struktion. *Anat. Anz.* **101** (1955) 186–203. — Knese, K.-H.: Belastungsuntersuchungen des Oberschenkels unter der Annahme des Knickens. *Morph. Jb.* **97** (1956a) 405–452. — Knese, K.-H.: Die periostale Osteogenese und Bildung der Knochenstruktur bis zum Säuglingsalter. *Z. Zellforsch.* **44** (1956b) 585–643. — Knese, K.-H., Knochenbildung und Knochenaufbau unter Berücksichtigung der Histopathologie, *Regensburger Jahrbuch für ärztliche Fortbildung* **5** (1956c), 177–189. — Knese, K.H.: Die diaphysäre chondrale Osteogenese bis zur Geburt *Z. Zellforsch.* **47** (1957) 80–113. — Knese, K.-H., O. H. Hahne und H. Biermann: Festigkeitsuntersuchungen an menschlichen Extremitätenknochen. *Morph. Jb.* **96** (1955) 141–209. — Knese, K.-H., I. Ritschl und D. Voges: Quantitative Untersuchungen der Osteonverteilung im Extremitätenskelet eines 43jährigen Mannes. *Z. Zellforsch.* **40** (1954) 519–570. — Knese, K.-H., D. Voges und I. Ritschl: Untersuchungen über die Osteon- und Lamellenformen im Extremitätenskelet des Erwachsenen. *Z. Zellforsch.* **40** (1954) 323–360. — Kölliker, A.: Der feinere Bau des Knochengewebes. *Z. Zool.* **44** (1886) 644–680. — Kölliker, A.: Die normale Resorption des Knochengewebes und ihre Bedeutung für die Entstehung der typischen Knochenformen. 1. Aufl. Leipzig 1873. — Kölliker, A.: Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Aufl. Leipzig 1889. — Kramer, B., und M. J. Shear: Composition of Bone. II. Analytical Results. III. Physico-chemical Mechanism. IV. Primary Calcification. *Proc. Soc. Exper. Biol. u. Med.* **25** (1927) 141–142, 283–285, 285–286. — Kreuzer, O.: Über Wachstum und Festigkeit langer Röhrenknochen im Laufe des postembryonalen Lebens. *Arch. Entw. mech.* **126** (1932) 148–184. — Kühn, B.: Untersuchungen über das menschliche Wadenbein. *Anat. Anz.* **76** (1933) 289–317. — Lacroix, P.: Orientation des recherches récentes sur l'ostéogénèse. *L. Presse Méd.* **57** (1949) 1177–1178. — Lacroix, P.: L'organisation des os. Liège 1949. — Lacroix, P.: The organisation of bones. Philadelphia 1951. — Lacroix, P.: L'os et les Mécanismes de sa formation. *Journ. Physiol.* **43** (1951) 386–424. — Lange, F., und P. Pitzen: Zur Anatomie des oberen Femurendes. *Z. orthop. Chir.* **41** (1921) 105–133. — Lanz, T. v., und A. Hennig: Die Rollwirkung des Musculus iliopsoas und Femurtorsion. *Z. Anat.* **117** (1953) 382–409. — Lanz, T. v., und A. Mayet: Die Gelenkkörper des menschlichen Hüftgelenkes in der progredienten Phase ihrer umwegigen Ausformung. *Z. Anat.* **117** (1953) 317–345. — Leblond, C. P., L. F. Bélanger and R. C. Geulich, Formation of bones and teeth as visualized by radioautography, *Ann. N. Y. Ac. Sciences* **60** (1955), 629–659. — Leblond, C. P. and R. C. Geulich, Autoradiographie studies of bone formation and growth, in *Biochemistry and Physiology of bone*, ed. by G. H. Bourne, New York 1956. — Matschinsky, N.: Über das normale Wachstum der Röhrenknochen des Menschen. *Arch. mikr. Anat.* **39** (1892) 151–215. — Maximow, A.: Untersuchungen über Blut und Bindegewebe. III. Die embryonale Histogenese des Knochenmarkes der Säugetiere. *Arch. mikr. Anat.* **76** (1910/11) 1–113. — Moss, M. L., Ch. R. Nobak and G. G. Robertson: Critical developmental horizons in human fetal long bones. *Am. J. Anat.* **97** (1955) 155–175. — Müller, H.: Über die Entwicklung der Knochensubstanz nebst Bemerkungen über den Bau rachitischer Knochen. *Z. wiss. Zool.* **9** (1858)

147–233. — Park, E. A.: Bone growth in health and disease. Arch. Dis. Childr. **29** (1954) 269–281. — Petersen, H.: Die Organe des Skeletsystems. Hdb. mikr. Anat. d. Mensch. II/2 (1930) 521–678. — Pfuhl, W.: Wachstum und Proportionen. Hdb. Anat. d. Kindes **1** (1938) 191–279. — Pick, L.: Angeborene Knochensyphilis. Hdb. spez. Path. Anat. Histol. IX, **1** (1929) 240–298. — Pinard, A.: Structure et vaisseaux de la diaphyse des os longs chez le fœtus humain. Acta Anat. (Basel) **15** (1952) 188–216. — Policard, H., und M. Petrèn: Appréciation quantitative de l'ossification dans la zone de croissance des os longs chez l'enfant. C. R. Soc. Biol. Paris **99** (1928) 823–825. — Roche, J., A. Filippi und A. Leandri: Recherches sur l'ossification III. La phosphatase des os longs aux diverses étapes de la croissance. Bull. Soc. Chim. Biol. **19** (1937) 1314–1324. — Roche, A., und I. Garcia: Recherches sur l'ossification. I. Ossification normale et constitution des réserves minérales dans les os au cours du développement., II. Dystrophies osseuses chez le Rat en croissance. Bull. Soc. Chim. Biol. **18** (1936) 1014–1026, 1027–1040. — Roche, A., J. Roche und Y. Marcelet: Recherches sur l'ossification. IV. Ossification des os plats, étapes du développement du squelette et biochimie générale du système osseux. Bull. Soc. Chim. Biol. **20** (1938) 705–719. — Seammon, R. E.: n. Tab. Biolog. Bd. 20 (1941). — Schmalhausen, I.: Studien über Wachstum und Differenzierung, III. Die embryonale Wachstumskurve des Hühnchens. Roux' Arch. **108** (1926) 322–387. — Schmalhausen, J., und J. Stepanowa: Studien über Wachstum und Differenzierung, IV. Das embryonale Wachstum des Extremitätenskelets des Hühnchens. Roux' Arch. **108** (1926) 721–738. — Schusick, O.: Zur Verknöcherung der menschlichen Phalangen mit besonderer Berücksichtigung der Endphalanx. Anat. Anz. **51** (1918) 118–129. — Sissons, H. A.: The growth of bone, Biochemistry and Physiology of bone, ed. G. H. Bourne, New York 1956. — Steudener, F.: Beiträge zur Lehre von der Knochenentwicklung und dem Knochenwachstum. Abhdlg. d. naturforschenden Gesellschaft zu Halle XIII (1875) 207–236. — Strelzoff, I.: Zur Lehre von der Knochenentwicklung. Centralbl. f. d. med. W. **11** (1873) 273–278. — Strelzoff, I.: Über die Histogenese des Knochens. Untersuch. am pathol. Inst. Zürich, herausg. v. Eberth (1873) 1–94. — Strelzoff, I.: Genetische u. topographische Studien des Knochenwachstums. Untersuch. am pathol. Inst. Zürich, herausg. v. Eberth **2** (1874) 59–184. — Strelzoff, I.: Über Knochenwachstum. Arch. f. mikr. Anat. **11** (1875) 33–74. — Strelzoff, I.: Ungleichmäßiges Wachstum als formbildendes Prinzip der Knochen. Arch. f. mikr. Anat. **12** (1876) 254–289. — Studitsky, A. N.: Über das Wachstum des Knochengewebes und Periostes in vitro und auf der Allantois. Arch. f. exp. Zellf. **13** (1933) 390–406. — Studitsky, A. N.: Experimentelle Untersuchungen über die Histogenese des Knochengewebes. II. Über die Bedeutung der Wechselwirkung des Knorpelgewebes und des Periostes nach den Ergebnissen der Kulturen auf der Allantois. Z. f. Zellf. **20** (1934) 636–657. — Studitsky, A. N.: Experimentelle Untersuchungen über die Histogenese des Knochengewebes. III. Über die Bedingungen der Differenzierung des Knochengewebes des menschlichen Embryos in der Allantois. Z. f. Zellf. **20** (1934) 658–676. — Studitsky, A. N.: Untersuchungen über die Histogenese des Knochengewebes. IV. Über die Bedeutung der kollagenen Fasern

im Prozeß der Osteogenese und den Ergebnissen der Kulturen in der Allantois-Arch. russ. d'Anat. etc. **13** (1934). — Studitsky, A. N.: Experimental-analyse der Differenzierungsfaktoren primärer Skelette. Zellforsch. **24** (1936) 269—302. — Vilas, E.: Über die Form und das Wachstum des Kopfes menschlicher Feten, Z. Anat. **90** (1929) 694—712. — Weinmann, J. P., and H. Sicher: Bone and Bones, 2. Ed., St. Louis 1955. — Weiss, P.: Morphodynamik, Abh. theoret. Biol. H. **23** (1926) 1—43. — Welcker, H.: Untersuchungen über Wachstum und Bau des menschlichen Schädels. Leipzig 1862. — Wolff, J.: Über Knochenwachstum. Berliner klin. Wschr. **6**, 62—64; **7**, 76—77; **8** (1868) 110—112. — Zawisch-Ossenitz, C.: Histologische Untersuchungen über Gefäßeinschluß und Gefäßentwicklung im Knochen. Z. mikr. anat. Forsch. **6** (1926) 76—161. — Zawisch-Ossenitz, C.: Die basophilen Inseln und andere basophile Elemente im menschlichen Knochen. I. Allg. Überblick über die Entwicklung des menschlichen Femurs. Z. mikr. anat. Forsch. **17** (1929) 41—110.

Gisela Bahling

Kiel

Anatomisches Institut

Neue Universität, Haus 30

Ein Beitrag zur funktionellen Anatomie des Centrum tendineum des Zwerchfells von Hund und Katze¹

Von

H. Krauss

Mit 7 Abbildungen

(Eingegangen am 4. August 1957)

Inhalt

Einführung	189
Literatur	
A. Lehrbücher	191
1. aus der Humanmedizin	
2. aus der Tiermedizin	
B. Spezielle Arbeiten	192
Material und Methode	198
Form und Gestalt des Centrum tendineum	199
Die funktionelle Struktur des Centrum tendineum und seine morpho- gischen Bestandteile	202
Besonderheiten bei der Katze	213
Öffnungen im Centrum tendineum	214
Muskelbündel im Bereiche des Centrum tendineum	220
Diskussion	225
Zusammenfassung	228
Schrifttum	230

Einführung

Das Diaphragma (s. Speculum Helmonti) war in der Anatomie von jeher und schon sehr früh Gegenstand ausführlicher Untersuchungen. Bereits 1676 schreibt Bartholini „de diaphragmatis structura nova“. Meist geben die Berichte und Schilderungen eine rein morphologische Darstellung des Zwerchfells, wenn man von

¹ Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

jenen Arbeiten absieht, die das Gesamtdiaphragma als wesentlichen Teil des Atemmechanismus in seiner Bewegung und mehr in physiologischer Hinsicht darstellen. Eine funktionell anatomische Beschreibung der einzelnen Partien, so besonders eines so wesentlichen Teiles des Zwerchfells wie des zentralen Sehnenspiegels, wurde jedoch bislang in der Tiermedizin noch nicht gegeben.

Über die rein morphologische Struktur des Centrum tendineum (C. t.) des Zwerchfells der meisten Haussäugetiere liegen ausführliche Beschreibungen vor; nur bei den domestizierten Fleischfressern, also bei Hund und Katze, ist dies nicht der Fall. Es widersprechen sich die Angaben sowohl in den Lehrbüchern als auch in solchen Arbeiten, die das Zwerchfell der verschiedenen Haustiere mehr vergleichend anatomisch behandeln. Eine genaue und spezielle Darstellung der Morphologie des C. t. der Carnivoren habe ich in der Literatur nicht gefunden. Es herrscht vielfach, zum Teil auch in den neuesten Lehrbüchern der Tieranatomie (Nickel-Schummer-Seifferle 1955), die Ansicht, daß das C. t. des Zwerchfells von Hund und Katze so dünn sei, daß es makroskopisch die an seinem Aufbau beteiligten Schichten bzw. seinen Faserverlauf nicht erkennen lasse. Ich konnte an Hand der Literatur jedoch so viel feststellen, daß der Sehnenspiegel der Fleischfresser in seiner Gestalt und Konstruktion offenbar etwas von dem Schema der anderen Haustiere abweicht.

Weil nun gerade Hund und Katze zweckmäßige Versuchstiere darstellen, und weil ferner für Untersuchungen über die Mechanik der Atmung, über die Stellung des Zwerchfells bei In- und Expiration, über seine Bewegung und Wirkung usw., die genaue Kenntnis der anatomischen Verhältnisse unumgänglich notwendig erscheint, habe ich im Rahmen der Arbeiten des Tieranatomischen Instituts München die Aufgabe erhalten, diese Dinge zu überprüfen. So sollen denn im folgenden die Struktur und der Faserverlauf des Zwerchfellspiegels von Hund und Katze im Zusammenhang mit der Muskulatur eingehend geschildert werden. Ich bediene mich dabei einer funktionell-morphologischen Betrachtungsweise, wie sie auf dem ganzen Gebiet der Anatomie heute mehr und mehr in den Vordergrund tritt.

Literatur

Die Literaturangaben sind chronologisch geordnet. Es werden auch Arbeiten erwähnt, die mit dem gegebenen Thema nur indirekt verbunden sind, die jedoch trotzdem einen Beitrag zum Verständnis der auftretenden Probleme liefern. In der Humanmedizin sind in neuerer Zeit ausführliche und

interessante Arbeiten über das menschliche Zwerchfell und dessen Sehnen-
spiegel erschienen. Sie wurden besonders berücksichtigt. Der Vergleich mit
den Ergebnissen meiner Untersuchungen beim Hund zeitigt dabei über-
raschende Ergebnisse.

A. Lehrbücher

1. Aus der Humanmedizin

Das C. t. des menschlichen Zwerchfells wird in den Lehr- und Hand-
büchern der Humananatomie bereits sehr früh — mehr oder weniger ein-
gehend — beschrieben, z. B. bei Sömmering (1791), Meckel (1816),
Bourguery (1834), Luschka (1863), Henle (1871), Sappey (1876), Poirier
(1896), Le Double (1897), Gegenbaur (1899) u. a. Bemerkenswert ist
unter all diesen Autoren die Auffassung Poiriers, der bereits das ganze
Zwerchfell als eine Serie von zweibäuchigen Muskeln betrachtet, deren
Zwischensehnen das C. t. bilden. In den neueren Lehrbüchern wird der
Zwerchfellspiegel meist ohne spezielle Angaben ganz kurz abgehandelt.
Gray (1944), Rauber-Kopsch (1947), Hafferl (1953), Spalteholz (1953),
Benninghoff (1954), Braus (1954).

2. In der Tiermedizin

wird bei älteren Autoren [Gurlt (1860), Leisering-Müller-Ellenberger
(1890), Frank (1892), Süssdorf (1895), Martin (1912)] das C. t. nur kurz
erwähnt. Auch in den neueren Lehrbüchern der Tieranatomie findet man nur
spärliche Angaben über das C. t.

Reighard und Jennings (1929) schreiben über den Zwerchfellspiegel
der Katze, daß er „unregelmäßig halbmondförmig“ sei. Die Enden des
Halbmondes verlängern sich als zwei sehnige Bänder und enden im jeweiligen
Trigonum lumbocostale.

Baum-Zietschmann (1936) geben in ihrer Anatomie des Hundes als
einzige eine nähere, wenn auch nicht völlig klare Beschreibung des C. t. des
Hundezwerchfells. Entgegen früherer Anschauungen (Haberlah, s. u.) lasse
sich am Spiegel die „zweigeschichtete Sehnenfaserung“ deutlich ver-
folgen. Die Bestandteile der beiden „Schichten“ werden aber nicht geschildert.
Um das Foramen venae cavae (F. v. c.) soll die Anordnung der Fasern kon-
zentrisch sein. An den Schenkeln des Spiegels verlaufen Fasern von der
Pfeilmuskulatur im Bogen zu der der Rippenteile; starke Faserzüge sollen
„entlang den Rändern“ ziehen. Im ventralen Teil des C. t. finden sich nach
Baum-Zietschmann Fasern, die von der Speiseröhrenschleifenmuskulatur
zur Spitze herabziehen. Sie leiten zu der sternalen und zu den ventralen
Teilen der costalen Muskulatur hinüber. Quere Fasern endlich „verlaufen
von der einen Seite zur andern. Besondere Wirbel bilden sich dabei nahe
beider Schenkelwurzeln.“

Ellenberger-Baum (1943) unterscheiden am C. t. der Haustiere all-
gemein drei Hauptschichten (Haberlah), eine abdominale, eine thora-
kale und eine „intermediäre Mittelschicht“. Sie unterscheiden ferner
Haupt- und Nebenfaserzüge. Die Hauptfasern bilden den Großteil der
abdominalen und thorakalen Faserschicht. In der bauchhöhlenseitigen ver-

laufen sie im wesentlichen radiär „ohne Bezug auf ein einheitliches Zentrum“, in der brusthöhlenseitigen zirkulär. Die bei allen Tierarten vorkommenden Nebenfaserzüge dagegen verlaufen „abweichend von diesen“. Sie haben einen anderen Verlauf als die Hauptsehnenfaserzüge und sind „oft so zahlreich und in so starken Zügen vorhanden, daß sie die Hauptsehnenfasern mehr oder weniger verdecken und den Faserverlauf kompliziert gestalten“. Das C. t. der Fleischfresser erfährt keine eigene Beschreibung.

In der amerikanischen „Anatomy of the Domestic Animals“ von S. Sisson (1948) fand ich wiederum nur sehr kurze Angaben über den Zwerchfellspiegel. Er soll danach im wesentlichen aus radiären Fasern aufgebaut sein. Über das C. t. des Hundes schreibt Sisson nur, daß es sehr klein sei.

Zimmerl schreibt in einer italienischen Anatomie von 1949:

„La parte tendinea è costituita da una spessa e robusta lamina pure a forme di cuore di carta da gioco colla base, in alto, che raggiunge, o quasi, le due ultime coste, è formata da fibre a direzione essenzialmente raggiata, non mancano però quelle aventi altra direzioni, a destra in rivinanza della linea mediana i fasci tendinei limitano un' apertura per il passaggio della vena cava caudale.“

Dobberstein und Koch (1953) berichten von dem C. t. der Haustiere allgemein, daß es sich aus drei Lagen von Sehnenfasern (!) zusammensetze, die teils radiär, teils zirkulär, teils schräg verlaufen.

Nickel-Schummer-Seifferle (1954) wiederum halten sich in ihren Angaben an Ellenberger-Baum:

„Das Centrum tendineum besteht im allgemeinen aus drei Schichten von Sehnenfaserbündeln (!), deren Hauptfaserzüge in der abdominalen Schicht im wesentlichen radiär, in der thorakalen Schicht zur Hauptsache zirkulär verlaufen und in sehr verschiedener Weise von sog. Nebenfaserzügen durchwirkt sein können. Beide Hauptfaserlager werden durch eine intermediäre Mittelschicht miteinander verbunden.“

Über das stiefelzieher- bzw. stimmungabelförmige C. t. der Fleischfresser wird speziell berichtet, daß es „sehr dünn sei und die an seinem Aufbau beteiligten Schichten, jedenfalls makroskopisch, nicht erkennen ließe“.

B. Spezielle Arbeiten

Bereits 1866 untersuchten Ludwig und Schweigger-Seidel das C. t. des Kaninchenzwerchfells, jedoch weniger auf seinen Faserverlauf als auf seine Physiologie. Sie unterscheiden eine radiäre und eine zirkuläre Schicht von Sehnenfasern. Erstere liegt auf der Bauchseite. Die zwischen den radiären Fasern liegenden Spalten haben eine besondere Bedeutung: Sie besitzen eine Art Endothel wie die Gefäße und sind mit den (im wesentlichen auf der pleuralen Seite befindlichen) Lymphgefäßnetzen verbunden. Durch im Peritoneum gelegene Stomata gelangen zu resorbierende Stoffe zunächst in diese Spalten und von dort in die Lymphgefäßnetze auf der thorakalen Seite. Die Zwerchfellbewegungen wirken dabei weitgehend unterstützend und wie die

einer doppelt wirkenden Pumpe. Das C. t. ist nach Ludwig und Schweigger-Seidel somit ein wichtiges Organ zur bekannt leichten Resorption von Stoffen aus der Bauchhöhle.

1897 berichtigt Grönroos die vorher herrschende Meinung, das C. t. sei als „fixer Punkt“ (d. h. als nicht beweglicher Teil des Zwerchfells) zu betrachten. Er weist zum ersten Male mittels Röntgenaufnahmen eine Bewegung des Zwerchfellspiegels nach.

1903 beschreibt v. d. Hellen ausführlich das C. t. des menschlichen Zwerchfells, seine Ausdehnung, seine dreilappige Gestalt, seine Struktur und insbesondere in seinem Bereiche abnorm vorkommende Muskelbündel an Hand von 18 Präparaten. Er unterscheidet in Anlehnung an frühere Autoren (Henle, Sappey) im C. t. „anteroposteriore“ und „transversale“ Fasern. Diese Bezeichnungen kamen wohl durch die stark divergierende Form des menschlichen Zwerchfellspiegels zustande. Die anteroposterioren Fasern, von vorne nach hinten verlaufend, konvergieren vor allem in den beiden hinteren Teilen nach der Medianen zu. Sie bilden die Hauptmasse der Fasern: „Hauptfasern“. Die transversalen Fasern verlaufen nahezu senkrecht zu letzteren. Sie überkreuzen sich entsprechend der Konvergenz der Hauptfasern im ventralen Teil und sind sowohl abdominal als auch thorakal vorhanden. Zur Begrenzung des F. v. c. erfahren sie eine entsprechende Ab- und Umlenkung. Außerdem gäbe es Fasern, die im ventralen Lappen des Zwerchfells von seinem rechten zum linken Rande verlaufen.

In der Tiermedizin erfährt das Zwerchfell der Haustiere und dessen C. t. zum ersten Male eine nähere und auch gründliche Erörterung in einer Arbeit von Haberlah (1911). Seine Untersuchungen an 600 Zwerchfellen von Pferden, Rindern, Kälbern, Schafen, Ziegen, Schweinen, Hunden, Katzen und Meerschweinchen finden teilweise wörtlich ihren Niederschlag in der Ausgabe des gleichen Jahres von Ellenbergers, „Handbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Haustiere“ (Verf. Trautmann). Es wird eingehend über die muskulösen Verhältnisse und über die Konstruktion des C. t. berichtet, ferner über die vorhandenen Öffnungen, Blutgefäße, Nerven und Lymphgefäße des Zwerchfells, über die Zwerchfellbänder und den Bau der serösen Überzüge (Pleura und Peritoneum). Haberlah unterscheidet außer den beiden Überzügen drei Schichten am C. t.: eine thorakale und eine abdominale Hauptfaserschicht, die durch eine konjunktive, *bindegewebige* Mittelschicht miteinander verbunden sind. (Diese Mittelschicht besteht also nach Trautmann und Haberlah nicht aus Sehnenfasern! Der Verfasser.) Die Fasern des peritonealen Stratum zeigen radiäre Struktur ohne Bezug auf ein einheitliches Zentrum. Sie entsprechen den („anteroposterioren“) Hauptfasern v. d. Hellen. Die thorakalen Hauptfasern verlaufen denen der abdominalen Seite stets entgegengesetzt.

„Sie ziehen, indem sie jederseits entlang den lateralen Pfeilerabteilungen aus deren Muskulatur hervorgehen, im nach der Medianebene offenen Bogen ventral, um sich in den mittleren Partien des ventralen Lappens zu vereinigen.“

Außer den Hauptfasern unterscheidet Haberlah Nebenfasern, die in „anderen Richtungen“ verlaufen als die Hauptfasern. Sie befinden sich vor

allem auf der abdominalen Zwerchfellseite (Begrenzung des F. v. c. usw.) und zeigen bei den einzelnen Arten weitgehend spezifisches Verhalten.

Über die Fleischfresser speziell berichtet Haberland:

„Bei den Carnivoren, Hund und Katze, ist die Feststellung des Faserverlaufs außerordentlich erschwert, da derselbe bei diesen Tieren wegen der Kleinheit und Zartheit der Verhältnisse des Spiegels nur mikroskopisch feststellbar ist. Der histologische Befund kann somit nicht durch die makroskopische Untersuchung kontrolliert werden. Ein exakter, genauer Nachweis des Faserverlaufs ist deshalb schwer zu erbringen.“

„So viel konnte aus den von mir durchgesehenen zahlreichen Schnitten konstatiert werden, daß der Verlauf der Hauptfasern des Spiegels bei beiden Tierarten dem der übrigen Tiere entspricht. Es besteht nur der Unterschied, daß sich die Faserzüge der thorakalen Seite mit denen der abdominalen oft überkreuzen, so daß die Fasern der peritonealen Seite nach der pleuralen übertreten und umgekehrt.“

„Aus meinen Untersuchungen geht also hervor, daß bei den Carnivoren genau wie bei den anderen Haussäugetieren eine zirkuläre und eine radiäre Faserschicht vorhanden ist, nur daß beide makroskopisch nicht zu erkennen und auch nicht so scharf markiert sind als bei den anderen Haustieren. Besonders verwischt ist dieser Gegensatz im mittleren Lappen und das wieder am meisten im ventralen Teile.“

Diese Anschauung hat sich im wesentlichen, wie schon erwähnt, im deutschen Schrifttum bis in die neueste Zeit erhalten (Nickel-Schummer-Seifferle).

Petit verneint 1919 gegenüber allen früheren Autoren die Möglichkeit einer Unterscheidung des C. t. der verschiedenen Säugetierarten an Hand seiner Form und Gestalt. Seine diesbezüglichen Untersuchungen an den verschiedensten Tierarten und am Menschen zeitigten weitgehende individuelle Unterschiede:

„L'aspect du centre phrénique diffère non seulement d'un ordre à l'autre, et dans tel ordre, d'une famille à une autre famille, mais de différences sensibles, quoique moins tranchées, apparaissent aussi jusque dans la même espèce. Ainsi, pour six Chats examinés par nous, on aurait pu donner six descriptions et six dessins particuliers du centre phrénique. De même pour trois Rats, trois Souris, deux Fouines, etc.“

„Variations de forme, variations de dimension, voilà donc deux faits caractéristiques de la morphologie du centre phrénique.“

Blair berichtet 1922 (unabhängig von v. d. Hellen) erneut an Hand von 28 menschlichen Zwerchfellen und denen einiger Affen über die Struktur des menschlichen C. t., über accessorische Muskelbündel im Spiegel, über Blutgefäße und besonders ausführlich über ein zusätzlich vorkommendes, embryonal angelegtes Homologon zum F. v. c. Nach den Untersuchungen Blairs ist das C. t. aus folgenden Systemen zusammengesetzt: eine abdominale Lage, wie sie bereits v. d. Hellen als „anteroposteriore“ Hauptfasern beschrieben hat (in dem dorsalen Lappen bezeichnet er die konvergierenden

und deshalb fast transversal verlaufenden Fasern als „Transversal Layer“ und eine thorakale Lage (vor allem im Bereich der dorsalen Lappen), die weit über die Muskelsehnengrenzen hinausreichend in der Längsachse verläuft und an den dorsalen Enden der Lappen eine bogenförmige, verfilzte Überkreuzung bildet („superior longitudinal layer“). Diese Schicht reicht ventral im wesentlichen nur bis zum Übergang der dorsalen Lappen in den ventralen. Ferner besteht noch eine unvollständige abdominale Längslage auf dem rechten Lappen („inferior longitudinal layer“). Sie wird an dessen ventralem Ende zur ventrolateralen Begrenzung des F. v. c. Als wichtigsten Punkt betrachtet Blair die zentrale Vereinigungsstelle der drei Lappen des C. t. unmittelbar unter dem Hiatus oesophagicus und medial vom F. v. c. Dort liegt ein dicker Sehnenknoten, der die Überkreuzung von Bändern darstellt, die wie die „Balken eines Andreaskreuzes“ angeordnet sind („right anterior“, „left anterior“, „right posterior“ und „left posterior band“). Die beiden hinteren Bänder verlaufen vom Knotenpunkt aus entlang der hinteren Grenze der beiden dorsalen Lappen. Die vorderen divergieren beide im ventralen Lappen gegen die Muskulatur zu. Das Ganze ist symmetrisch. Im Winkel rechts dieses Sehnenkreuzes liegt das F. v. c. In seinem linken Winkel fand Blair bei zehn von zwölf Anatomieleichen ebenfalls eine, wenn auch kleine, in seiner Ausdehnung und Größe variierende, faserfreie Stelle. Ihre Begrenzung erfolgt auf dieselbe Art und Weise wie die des F. v. c. In daraufhin untersuchten Embryonen war es zum Teil schwierig, jene Besonderheit festzustellen;

„In all such cases, however, the left angle of the cross shows a markedly weak area where the tendinous fibres seem to be replaced by a structureless fascia“.

Blair betrachtet die Anlage jenes linken „Venenforamens“, das vollkommen symmetrisch zu dem der Vena cava liegt und ihm im Bau gleicht, als eine embryonale Reminiszenz an ursprünglich paarig angelegte Körpervenen, von denen die linke („left vitelline vein“) in einem sehr frühen Embryonalstadium obliteriert. Beim erwachsenen Individuum ist letztere selbst deshalb nicht mehr zu finden; bei Foeten jedoch hat Blair noch vorhandene Teile jener embryonalen Vene nachgewiesen („perforating vein“). Einzelheiten werden genauer beschrieben. Die Struktur des C. t. muß früher festgelegt sein als die Anlage jener Gefäße. Die Symmetrie in der Anlage der Sehnenfaserbündel und das (teilweise vorhandene) linke Venenforamen sprechen dafür.

1927 gibt Pancrazi eine vergleichende Schilderung der Sehnenstruktur des F. v. c. bei den Säugetieren. 1931 untersucht er vergleichend den Aufbau des Spiegels der Mammiferen. Bei allen Tierarten stellt er ein einheitliches System fest. Nach seinen Untersuchungen ist das C. t. aus zwei gleichen Arten von Bündeln zusammengesetzt. Die erste Art ist identisch mit der von Blair beim Menschen beschriebenen, transversalen Schicht:

„... quelli del primo si trovano nelle due fogliole dorsali, dove sono diretti quasi trasversalmente da un margine all' altro, riunendo insieme i fascetti muscolari della parte lombare e quelli della porzione dorsale della parte costale.“

Die zweite Art von Fasern beschreibt Pancrazi wie folgt:

„I fascetti tendinei del secondo ordine, invece, incominciano più spesso compatti all' indietro in corrispondenza delle due fogliole dorsali, facendo seguito in prevalenza alla parte lombare, si recano quindi in avanti e, raggiunta la fogliola ventrale, s' incrociano, quelli di destra sovrapponendosi cranialmente ai sinistri subito davanti alla parte lombare ed a sinistra del foro della vena cava inferiore, per poi espandersi a ventaglio e in varia proportione secondo le spezie ...“

Von dieser bandartigen Anordnung der fibrösen Bündel, die „beinahe ein wenig der für den Menschen beschriebenen gleichkommt, die v. d. Hellen gegeben hat“, unterscheiden sich nur jene Arten von Säugetieren, bei denen das F. v. c. eine extreme Stellung einnimmt. Pancrazi sagt deshalb:

„Si ha così l'impressione che l'ordinamento dei fasci tendinei del centro frenico dipende molto dalla posizione occupata dal foro della vena cava.“

Das F. v. c. wird gebildet von einer „dorsocranialen“ und einer „ventro-caudalen Lippe“, die die in schrägdorsoventraler Richtung vom Herzen zur Leber aufsteigende Vene umschließen. Die Lippen bestehen aus quer verlaufenden Bündeln. Die dorsocraniale Lippe ist bei manchen Arten ganz oder teilweise (canis) muskulös. Das Verhalten bei den verschiedenen Säugern wird geschildert.

1937 versucht Benz die Eigenform des Zwerchfells des Schäferhundes zu klären. Form und Stellung im Thorax werden durch Gipsabdrücke festgestellt, die durch Ausgießen der abdominalseitigen konkaven Zwerchfellfläche mit Gips erhalten wurden. Das C. t. bildet nach Benz mit seinen drei Blättern die Kuppeln des Zwerchfells.

Eine ausführliche Arbeit erscheint im selben Jahre von Virno über das *menschliche* Zwerchfell. Virno betrachtet das ganze Diaphragma unter dem Gesichtspunkt der Funktion seiner einzelnen Teile. Er faßt es als eine Summe von Sekundärmuskeln auf, die durch eine intermediäre Zwischensehne vereinigt werden (unabhängig von früheren Autoren). Sie haben den Wert zweibäuchiger Muskeln und werden in Haupt- und Nebensysteme eingeteilt. Die Züge der Hauptsysteme (sist. principali) gleichen in ihrer Morphologie den anderen zweibäuchigen Muskeln des Körpers. Jene der Nebensysteme (sist. addizionali) besitzen nur einen Muskelbauch. Die an diesen anschließende Sehnenfaser vereinigt sich mit denen der Hauptsysteme und bildet mit jenen eine funktionelle Einheit. Virno sagt dazu:

„Anche i sistemi addizionali sono da considerarsi dal lato funzionale come sistemi digastrici, sebbene non siano propriamente tali tal lato morfologico.“

Virno unterscheidet zwei Hauptsysteme, über deren sehnigen Teil er berichtet:

„le porzioni tendinee dei due sistemi digastrici, da me chiamati freno-intercostale posteriore e freno-sterno-costale erano infatti già note

col nome, rispettivamente, di benderella arciforme e benderella obliqua di Bourgerie.“

Virno greift hier auf Bourgerie zurück, der von früheren Autoren (Blair u. a.) bereits weitgehend berücksichtigt wurde.

Körner berichtet 1938 frühere Anschauungen über die Entstehung des C. t. Nach Broman soll in einem frühen Embryonalstadium eine vollständige Muskularisierung des Zwerchfells stattfinden. Später soll sich der zentrale Teil des muskulösen Zwerchfells in Sehnengewebe umwandeln. Körner fand jedoch bei Embryonen vom Schwein, Meerschweinchen und von der Maus nie ein völlig muskulöses Zwerchfell. Das Sehnengewebe entsteht nach ihm primär aus dem primitiven, bindegewebigen Zwerchfell.

1948 beschreibt Hasselwander beim Menschen die „paradoxe Krümmung der ventralen Zwerchfellanteile“ bei der Inspiration. (Unter paradoxer Krümmung des Zwerchfells versteht man das Zurücktreten der Pars sternalis über ihren Ansatzpunkt am Brustkorb in die Regio epigastrica.) Er versucht seine Röntgenbefunde anatomisch zu erklären: Bei der Inspiration erfolgt vor allem eine Streckung in der Medianen (Lumbalpeiler — Pars sternalis). Durch die Kontraktion frontaler Muskelsehnenbögen, die jeweils am siebenten Rippenknorpel entspringen, wird ein Zurückklappen der Pars sternalis nach caudal erreicht (Heinrich).

Zuletzt gibt Heinrich (1953) eine Darstellung der konstruktiven Form des menschlichen Zwerchfells, mit besonderer Berücksichtigung jener paradoxen Krümmung seiner Pars sternalis. Die Morphologie des C. t. wird u. a. eingehend beschrieben.

Heinrich unterscheidet Hauptfasern und Nebenfaser:

„Mit dieser Einteilung meine ich neben grundsätzlichen morphologischen Verschiedenheiten in Ursprung, Verlauf, Variabilität und Stärke der Sehnenfasern vor allem die funktionelle Wertigkeit der Systeme.“

An anderer Stelle schreibt er jedoch:

„Über die funktionelle Aufgabe der Nebenfaser läßt sich noch nichts Endgültiges aussagen.“

Hauptfasern des C. t. sind nach Heinrich immer die intermediären Zwischensehnen eines zweibäuchigen Muskels. Heinrich unterscheidet ein homolaterales und ein kontralaterales Hauptfasersystem. Ersteres ist annähernd radiär zur Wirbelsäule eingestellt. Die Fasern des kontralateralen Systems sind mit denen des homolateralen, besonders auf der thorakalen Seite, verflochten. Seine zweifach bemuskelten Sehnenbögen liegen in den beiden Diagonalen des Thorax. Der dorsomedialen Grenze des C. t. entlanglaufend, überkreuzen sie sich direkt unter dem Hiatus oesophagicus in einem derben Sehnenknoten. Nebenfaser aber besitzen nur einen Muskelbauch und überschichten die Platte der Hauptfasern sowohl thorakal wie abdominal. Sie sind weniger konstant als die Hauptfasern. Eine eingehende Schilderung des Verlaufs der verschiedenen Faserzüge wird gegeben. Hein-

rich versucht mit Hilfe des kontralateralen Systems die paradoxe Krümmung der Pars sternalis des menschlichen Zwerchfells zu erklären.

Mit Hilfe dieser Zusammenstellung der wesentlichen Literatur über das einschlägige Gebiet, die zwar Differenzen, aber trotz verschiedener Ausdrücke und Bezeichnungen auch Übereinstimmung im Prinzip des Aufbaus des C. t. erkennen läßt, sei an Hand eigener, ausführlicher Untersuchungen im folgenden eine Schilderung der funktionellen Anatomie des C. t. des Hunde- und Katzenzwerchfells gegeben.

Material und Methode

Die Untersuchungen wurden rein makroskopisch durchgeführt, nur teilweise war die Benutzung einer Lupe notwendig. Zwar zeigt sich der Spiegel bei manchen Präparaten (vor allem bei Katzen) sehr dünn, doch läßt sich im frischen Zustande oder nach Anwendung einer zweckmäßigen Fixierungsflüssigkeit sehr wohl der Faserverlauf und die Struktur des Ganzen feststellen.

Untersucht wurden die Zwerchfelle von 61 Tieren männlichen und weiblichen Geschlechts, und zwar von

42 Hunden verschiedener Rassen

21 Schäferhunde	2 Mopsbastarde
6 Chow-Chow	2 Vorstehhunde
3 Foxterrier	1 Bernhardiner
3 Schnauzer	1 Dackel
2 Deutsche Doggen	1 Spitz

18 Hauskatzen

1 Königstiger

Von den 42 Hunden waren 12, von den Katzen 6 mehr oder weniger geburtsreife Föten. Das Zwerchfell wurde je nach den Gegebenheiten teils sofort, teils bis zu acht Stunden nach dem Tode der Tiere entnommen, präpariert (Leber, Oesophagus, Aorta und — bei einem Teil der Präparate — die Hohlvene wurden entfernt) und nach 24stündiger Wässerung zur Fixierung in eine 1–2%ige Phenollösung verbracht, die von Zeit zu Zeit erneuert wurde.

Es wurden auch andere Fixierungsflüssigkeiten, wie 1–5%iges Formalin, 1–5%ige Essigsäure und Kaiserling-Gemisch erprobt. Diese erwiesen sich jedoch, besonders für sehr kleine Präparate (Katze), als unzuweckmäßig. Formalin bewirkt eine Schrumpfung des ganzen Spiegels und der Muskulatur; ferner nimmt die Serosa (Brust- und Bauchfell) eine mehr oder weniger undurchsichtige weiße Farbe an und läßt sich nach erfolgter Fixierung nur mehr schwer von den Faserbündeln des Spiegels trennen. Essigsäure erwies sich als völlig ungeeignet, da sie eine sulzige Aufquellung des Sehnenspiegels bewirkt. Dies macht eine genaue Untersuchung der bei Hund und Katze im Gegensatz zu anderen Tieren sehr feinen Struktur des C. t. fast unmöglich. (Haberlah verwandte als Fixierungsflüssigkeit 1%ige Essigsäure. Das ist wohl ein Grund für seine Anschauung, der Faserverlauf des C. t. lasse sich bei Hund und Katze makroskopisch nicht feststellen.)

Für eine exakte Untersuchung war die Entfernung der obersten Schichten, der serösen Überzüge, trotz deren geringen Stärke meist erforderlich. Ihre Beseitigung bereitet Schwierigkeiten, noch dazu, weil Pleura, Peritoneum und die Ausläufer der Fascia endothoracica und transversa durch Bindegewebe sehr fest mit ihrer Unterlage verbunden sind und die Faserstruktur des C. t. ebenfalls verhältnismäßig dünn ist. Es konnte deshalb von manchen Präparaten jeweils nur eine Schicht, entweder der thorakale oder abdominale Überzug im Bereiche des Sehnen spiegels mit Pinzette und Messer abgetragen werden, um die Stabilität des ganzen Gebildes zu wahren. Abgesehen von den mitunter beträchtlichen individuellen Unterschieden in Form und Struktur wurde allein dadurch die Untersuchung einer größeren Zahl von Zwerchfellen notwendig. Die Faserbündel selbst bedurften nur in wenigen Fällen der Aufzersetzung mit der Präpariernadel, um ihren Verlauf exakt festzustellen.

Für die photographischen Aufnahmen wurden meist Zwerchfelle von besonders großen und kräftigen Tieren verwendet, da sich die Struktur des C. t. auf der Photographie sonst nicht genügend hervorhebt. Teils wurden die Aufnahmen im diffusen, durchscheinenden Licht gemacht, teils war eine stark seitliche Beleuchtung zur Hervorhebung der Struktur nötig.

Form und Gestalt des Centrum tendineum

Das dreiblättrige C. t. ist in der Form den Umrissen eines Hasenkopfes ähnlich. Es ist einmal von mehr gedrungener, das andere Mal von mehr langgezogener Gestalt und liegt nicht genau in der Medianebene, sondern ist etwas nach rechts verschoben (bei der Katze mehr als beim Hund; Abb. 5). Die beiden dorsalen Lappen divergieren unter einem Winkel von 65 bis 85°. Beim Hund haben sie für sich die Form eines spitzen Blattes (s. Abb. 1, 3 und 4) und sind von Fall zu Fall von verschiedener Breite. Der rechte Lappen ist im allgemeinen breiter als der linke. Nach Pancrazi soll das rechte Blatt bei der Katze wesentlich länger sein als das linke, beim Hunde jedoch kürzer. Ich konnte nichts hieraufbezügliches feststellen. Beide Lappen sind im allgemeinen von gleicher Länge. Es gibt natürlich individuelle Varietäten, die mitunter weitgehende Abweichungen von der Norm aufweisen.

Bei der Katze zeigen die dorsalen Lappen eine besondere Eigentümlichkeit. Von der thorakalen Seite präsentieren sie sich bei oberflächlicher Betrachtung im allgemeinen etwa in derselben Ausdehnung und Gestalt wie beim Hund, während auf der abdominalen Seite die Muskulatur meist nur einen Sehnenstreifen freiläßt, also weitgehend über die thorakalseitigen Grenzen des Spiegels vorstößt (Abb. 5 M). Bei einigen besonders großen, männlichen Tieren waren die dorsalen Lappen auch bauchhöhlenseitig gut entwickelt, so

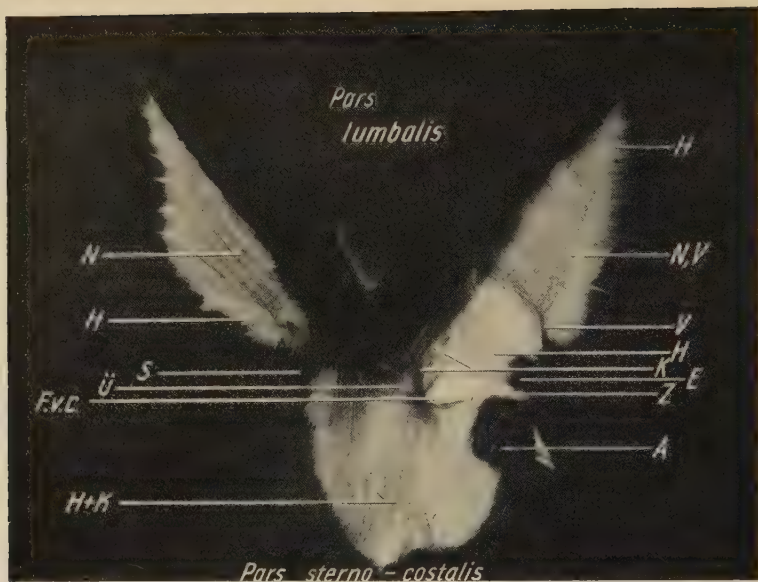


Abb. 1. Abdominalansicht vom Centrum tendineum des Zwerchfells eines achtjährigen, männlichen Schäferhundbastards. Aufnahme im durchfallenden Licht, $\frac{1}{2}$ nat. Größe. (Ohne Retusche.)

H = homolaterale Hauptfasern. In den dorsalen Lappen ist deren ventromedial konvexe Krümmung erkennbar. K = kontralaterale Hauptfasern, wegen der Technik der Aufnahme kaum sichtbar (nur im Bereich des Kreuzungsknotens). Ü = Überkreuzungsknoten der kontralateralen Hauptfasern. N = abdominalseitige Nebenfasern. V = typische Anordnung der „Aufhängefasern“ der ventrocaudalen Lippe des Foramen venae cavae (F. v. c.). Z = aus dem Spiegel auf die Hohlvenenwand übergehender Sehnenzug. E = über die Spiegelgrenze hineinreichende Einstrahlung der Muskulatur in die dorsocraniale Lippe des F. v. c. S = linke Einstrahlung von Muskulatur in den Spiegelbereich. A = abnorm vorkommendes Muskelbündel.

besonders bei dem Zwerchfell eines dreijährigen, männlichen Königstigers.

Die dorsalen Enden der dorsalen Lappen stehen bei Hund und Katze nicht etwa wie bei den Perisso- und Artiodaktylen in breitem Zusammenhang mit dem Trigonum lumbo-costale, sondern es ist nur ein unregelmäßiges, zackiges, bindegewebiges Streifen vorhanden, das von den Spitzen der dorsalen Lappen zum Trigonum lumbo-costale zieht (Abb. 4 T). Im allgemeinen findet hier ein Faseraustausch der Muskelbündel der Pars costalis und der Pars lumbalis statt.

Diese Muskelfaserbündel, die zwischen dem Trigonum lumbo-costale und dem dorsalen Lappen miteinander in Verbindung treten, sind sehr dünn und werden gegen das Trigonum lumbo-costale zu immer feiner, bis schließlich dort nur noch die beiden

Serosablätter mit ihren Fascien aufeinanderliegen. Pleura und Peritoneum bzw. die Fascia endothoracica und transversa sind in diesem Bereich besonders stark und gut ausgeprägt und verschmelzen innig mit den Sehnenfasern in den Spitzen der dorsalen Lappen, bzw. sind sie durch Bindegewebe besonders fest mit den flachen Muskelbündeln und im Trigonum mit sich selbst verbunden. Dadurch wird einerseits trotz der gering entwickelten Muskulatur eine genügende Festigkeit und Stabilität der Scheidewand Zwerchfell erreicht, andererseits werden jene Muskelbündel ausreichend verspannt.

Beim Übergang der beiden dorsalen Lappen in den ventralen fällt beim Hunde die regelmäßig über die eigentliche Spiegelgrenze reichende Einstrahlung der Muskulatur der Pars costalis auf (Abb. 1, 2, 3, 7; E). Sie bildet einen Teil der „dorsocranialen Lippe“ des F. v. c. (Pancrazi) und reicht bei manchen Präparaten so weit, daß diese dorsale Begrenzung des F. v. c. halb sehnig und halb muskulös ist. Diese Einstrahlung der Muskulatur der Pars costalis fehlt bei der Katze (Abb. 5 F). Die laterale Muskelsehnengrenze des rechten dorsalen Lappens setzt sich in gerader Linie in die des ventralen Blattes fort. Am Übergang des linken dorsalen Lappens in den ventralen dringt jedoch bei der Katze im allgemeinen die Muskulatur der Pars costalis oft in Form einer ausgeprägten Spitze gegen den Spiegel vor und verschmälert das ventrale Ende des linken dorsalen Lappens beträchtlich (thorakale Ansicht! Abb. 5 S). Auch beim Hund wird häufig der Übergang vom linken dorsalen in den ventralen Lappen durch das Vordringen der Muskulatur der Pars costalis gegen das Pfeilerende zu eingeengt (Abb. 1 S).

Der ventrale Lappen ist im allgemeinen wesentlich breiter, jedoch auch kürzer als die beiden dorsalen und sowohl beim Hund als auch bei der Katze gut ausgebildet. Seine individuell variierende Form ist etwa mit einem Spatenblatt zu vergleichen. Lateral am Übergang des dorsalen rechten Blattes in das ventrale befindet sich das F. v. c. (s. Abb.).

Nach v. d. Hellen soll beim Menschen das kindliche C. t. im Vergleich mit dem muskulösen Teil des Zwerchfells viel kleiner als beim Erwachsenen sein:

„Ein kindliches Zwerchfell ist größtenteils muskulös, während sich beim Greise das C. t. auf Kosten der kontraktiven Fasern ausbreitet.“

Haberlah schreibt darüber:

„Nach meinen Untersuchungen läßt sich ein ähnliches Verhältnis zwischen dem muskulösen und sehnigen Teil des Zwerchfells je nach der

Körpergröße der Tiere feststellen, indem bei den größeren Individuen einer Tierart der muskulöse Teil im Verhältnis zum sehnigen größer ist als bei kleinen Individuen. Ich fand in jedem Falle bei Hund und Katze, daß im Verhältnis zur Körpergröße dieser Tiere die Muskulatur außerordentlich gegenüber dem Spiegel und gegenüber den anderen von mir untersuchten Tieren entwickelt ist.“

In der Tat ist das Flächenverhältnis von Muskulatur und Sehnen Spiegel bei großen Hunderassen, wie Bernhardiner oder Deutsche Dogge, weit mehr zugunsten des muskulösen Teils verschoben. Jedoch waren in meinem Untersuchungsgut keine altersbedingten Unterschiede im Muskel-Sehnenspiegel-Verhältnis festzustellen. Es wird die sehnige Struktur des C. t. bereits im Embryo festgelegt. Das C. t. ist bei der Geburt in endgültiger Form vorhanden und auch bei sehr alten Hunden nicht auf Kosten der Muskulatur vergrößert. Im Alter und auch bei besonderen, pathologischen Veränderungen im Tierkörper (chronische Krankheiten der Lunge, Umfangsvermehrung der Bauchhöhle u. ä.) wird der Sehnen Spiegel in der Regel nur in seiner Struktur wesentlich kräftiger, jedoch nicht größer in seiner Ausdehnung.

Die funktionelle Struktur des Centrum tendineum und seine morphologischen Bestandteile

Entgegen der Ansicht von Haberlah und Nickel-Schummer-Seifferle ist es sehr wohl möglich, mittels makroskopischer Untersuchungen eine Darstellung der Morphologie des C. t. der Carnivoren zu geben. Allerdings ist, wie schon erwähnt, wegen der individuellen Unterschiede die Untersuchung einer größeren Zahl von Präparaten notwendig. An Hand eines umfangreichen Materials läßt sich ohne weiteres sowohl beim Hund als auch bei der Katze ein charakteristischer Bauplan feststellen, der im folgenden beschrieben werden soll.

Im Kapitel über die Literatur wurde besondere Rücksicht auf den Zwerchfellspiegel des Menschen genommen. Das C. t. des Hundes zeigt nämlich in vielen Punkten eine besondere Übereinstimmung mit dem des Menschen.

Dies ist nicht verwunderlich. Mensch und Hund haben bei einem morphologischen Vergleich der Haustiere mit dem Menschen relativ viele Analogien. Sie zeigen noch Beziehungen in der Osteologie der Extremitäten, in dem Vorhandensein einer rudimentären Clavicula, in der Lage des Herzens, in der Konstruktion des Verdauungskanal (Magen, Darmlänge) und in manchen anderen Bereichen.

So sind auch die Verhältnisse im Bereich des Thorax der Fleischfresser im Vergleich mit denen der anderen Haustiere immer noch am weitesten denen des Menschen angenähert.

Eine besondere Übereinstimmung ergibt sich, wie gesagt, am Zwerchfell selbst: Sowohl beim Menschen als bei den Carnivoren besteht die Pars lumbalis gegenüber der zweiteiligen des Pferdes und der anderen Haustiere aus drei Teilen. In beiden Fällen sind außer den Crura lateralia und medialia gut ausgebildete Crura intermedia vorhanden (Abb. 1). Dies bewirkt einen entsprechend tiefen und breiten Einschnitt der Pars lumbalis in das C. t. und somit eine zumindest weitgehende Ähnlichkeit im Verlauf der dorsalen Spiegelgrenzen. Das Crus laterale sinistrum der Pars lumbalis hat beim Hund einen besonderen lateralen Anteil, der am Arcus lumbocostalis vom Ventralrand des M. psoas über den M. retractor costae her einstrahlt (Baum-Zietschmann). Auch diese Verhältnisse entsprechen denen beim Menschen.

Die übrigen Spiegelgrenzen zeigen ihre Ähnlichkeit durch ein entsprechendes Vordringen der Costalmuskulatur gegen den Spiegel sowohl beim Menschen wie beim Hund.

Es verwundert nun nicht, wenn außer der homologen Muskelgliederung und der Form des C. t. sich auch eine weitgehende Ähnlichkeit in der Konstruktion des Spiegels feststellen läßt.

Bei der folgenden Beschreibung des C. t. übernehme ich jene Begriffsbezeichnungen früherer Autoren, die mir als zweckmäßig erscheinen. Die meisten Verfasser prägten eigene, wieder neue Ausdrücke für die Darstellung der einzelnen Teile der Fasersysteme (s. Literaturkapitel), die nicht immer als günstig zu bezeichnen sind. Ferner seien die Sehnenbündel des Spiegels im Zusammenhang mit der Muskulatur unter dem Gesichtspunkt der Funktion betrachtet. Dies allein gestattet überhaupt erst die Aufstellung eines einleuchtenden „Bauplanes“. Die weitgehenden individuellen Unterschiede im Faserverlauf des Spiegels lassen die Aufstellung eines allgemeingültigen, auf Einzelheiten eingehenden Schemas auf nur descriptiven Grundlagen in der Tat nicht zu.

Gerade hierin liegt der Grund für die vorhandenen Differenzen in den verschiedenen Darstellungen; jede nur in topographische Einzelheiten gehende Untersuchung führt bei Verwendung eines womöglich zu geringen Untersuchungsmaterials zwangsläufig zu immer neuen Aspekten.

Der Spiegel des Carnivorenzwerchfells besteht — rein morphologisch gesehen — aus mehreren Arten von Fasern, nämlich aus:

1. homolateralen Hauptfasern,
2. kontralateralen Hauptfasern,
3. Nebenfasern.

Die Hauptfasern stellen Fasern dar, die sich nach beiden Seiten in Muskelfasern fortsetzen. Sie können als die intermediären Zwischen-sehnen von zweibäuchigen Muskeln betrachtet werden. Die Nebenfasern entspringen im allgemeinen mit den Hauptfasern aus der Muskulatur. Sie setzen sich jedoch nicht in einen zweiten Muskelbauch fort, sondern enden frei im Spiegel. Insoweit stimmen meine Ergebnisse besonders mit denen neuerer, humanmedizinischer Autoren (Virno, Heinrich) überein.

1. Die homolateralen Hauptfasern

(Abb. 1, 2, 4, 6; H)

sind immer in konstanter Anordnung vorhanden und bilden die eigentliche Grundlage des Zwerchfellspiegels. Sie stellen jeweils die annähernd kürzeste Verbindung zwischen den beiden embryonal getrennt entstehenden Hauptteilen des Zwerchfells, der Pars sterno-costalis und der Pars lumbalis dar.

Wenn sie in den beiden dorsalen Lappen eine leichte dorsolaterale Konkavität aufweisen, so wird diese hervorgerufen und beibehalten durch die Nebenfasern. Ich werde darauf noch näher eingehen.

Es laufen also die Hauptfasern im ventralen Lappen von den Muskelzügen der Pars sternalis und den ventralen Portionen der Pars costalis aus konvergierend zum ventralen Pfeilerende und setzen sich in die Muskelfasern der Crura medialis fort. Auf der rechten Seite, am Übergang vom ventralen in den dorsalen Lappen, erfährt das System eine Unterbrechung durch das transversal gelegene F. v. c. Dieses hat außer eben diesen dorsal und ventral von ihm liegenden Faserzügen seine eigene Begrenzung durch besondere Fasern, die noch eingehend geschildert werden.

Die Hauptfasern im ventralen Lappen verlaufen annähernd radiär gegen ein Centrum hin, das etwas oberhalb der Pfeilerenden am ventralen Ende des Hiatus oes. liegt. (Virno beschreibt ähnliche Verhältnisse beim Menschen!) Die homolateralen Hauptfasern der dorsalen Lappen lassen sich infolge der Anordnung

der Muskulatur in ihrer Richtung nicht auf ein einheitliches Zentrum beziehen. Die Konvergenzpunkte der geraden Fortsetzung beidseitiger Fasern liegen etwa auf einer Linie, die dorsoventral durch den Hiatus oesophagicus verläuft und auf der auch der „Zentralpunkt“ der Fasern des ventralen Lappens liegt.

Die Muskelzüge der Pars sterno-costalis sind gewissermaßen in Hufeisenform um das C. t. angeordnet. Sie zeigen dabei im Gegensatz zu den homolateralen Hauptfasern in den dorsalen Lappen des Spiegels, die meist leicht ventromedial konvex gekrümmt sind (Abb. 1), einen bogenförmigen Verlauf mit ventromedial bis ventralkonkaver Krümmung gegen ihren Ansatz hin. Lediglich die mittleren Züge der Pars sternalis haben einen geraden Verlauf.

Die Muskelzüge des Lumbalteils jedoch ziehen im großen und ganzen in ventrodorsaler Richtung zum sehnigen Aortenring, um dort zu inserieren. Sie zeigen dabei eine gewisse Konvergenz. (Alle diese Krümmungen könnten einen Beitrag zur Bildung der dem Zwerchfell eigenen Wölbungen liefern. Für die Aufrechterhaltung jener Krümmungen innerhalb der Muskulatur dienen wohl die aufgelagerten, mit ihrer Unterlage fest verbundenen Fascien.)

Offensichtlich ist also der Winkel, den die hufeisenförmig um den Spiegel gelegenen Züge der Pars sterno-costalis mit den vertikal gelegenen der Lumbalportion bilden, an den einzelnen Stellen verschieden (Abb. 3, 4). Er wird um so kleiner, je weiter dorsal sich die Muskelpartien befinden und kann bis zu 110° betragen.

Während nun aber die einen Bäuche des digastrischen Systems, die Muskelfasern der Pars sterno-costalis, sich annähernd unter einem Winkel von 180° in die homolateralen Hauptfasern des Sehnenspiegels fortsetzen, liegen die dazugehörigen Muskelbäuche der Pars lumbalis unter entsprechend verschiedenen Winkeln zu diesen.

Es muß, von der funktionellen Seite her gesehen, noch eine andere Art von Fasern im Spiegel vorhanden sein, die diese Grundplatte des homolateralen Hauptfasersystems mit ihren in verschiedenen Richtungen liegenden Muskelbäuchen indifferent verspannt. Bei einer Kontraktion der einzelnen Muskelzüge, die durch die einheitliche Innervation des Nervus phrenicus in allen Teilen des Zwerchfells gleichzeitig erfolgt, würden besondere Spannungen vor allem an jenen Stellen auftreten, an denen sich homolaterale

Hauptfaserzüge unter einem großen Winkel in Muskelfasern fortsetzen. Hernien wären die Folge einer starken Kontraktion des Zwerchfellmuskels. Eine Verspannung jenes Grundsystems ist also unbedingt erforderlich. Diese Verspannung wird nun mittels verschiedener Faserqualitäten erreicht:

mit Sehnen, die dem Hauptfasersystem selbst angehören, sich also an beiden Enden in Muskelfasern fortsetzen (contralaterales Hauptfasersystem),

mit Sehnenfasern, die nur an einem Ende an der Muskulatur inserieren (Nebenfasern),

oder mit solchen Fasern, die nur dem Spiegel aufgelagert sind und keinen direkten Anschluß an die Muskulatur erlangen (Nebenfasern).

Wie bei einem Fesselballon das Haltenetz, so liegt die Mehrzahl dieser Verspannungsfasern auf der Wölbung der Zwerchfellkuppel, also auf der thorakalen Seite. Doch auch auf der abdominalen Seite sind sie vorhanden. Es erfolgt eine gewisse Durchflechtung eines Teiles dieser Verspannungsfasern mit dem homolateralen Hauptfasersystem, die beim Hund besonders auffällig ist. Dem Ganzen wird dadurch eine entsprechende Stabilität verliehen.

2. Die kontralateralen Hauptfasern

(Abb. 2, 1, 3, 5, 6; K)

stehen an erster Stelle der verspannenden Fasern. Sie bilden in den dorsalen Lappen mit denen des homolateralen Hauptfasersystems und den daran anschließenden Muskelfasern der Pars lumbalis jeweils ein Kräfteparallelogramm (Abb. 2, 4): Die Fasern des kontralateralen Systems liegen an der Grenze Lumbalmuskulatur—Sehnenspiegel und durchlaufen genau jenen Winkel, die die homolateralen Hauptfasern mit den Muskelfasern der Pars lumbalis bilden. Sich in den ventralen Lappen fortsetzend, durchkreuzen sie sich in ihrem weiteren Verlaufe in einem Sehnenknoten unmittelbar unter den ventralen Enden der Crura medialis, in die die Fasern des homolateralen Hauptfasersystems von ventral und ventrolateral her einstrahlen. Die Fasern gelangen also auf die gegenüberliegende Seite, sie verlaufen „kontralateral“. Dabei erfolgt eine weitgehende Durchflechtung beider Faserqualitäten. Der Kreuzungsknoten zeigt sich einmal stark gebündelt (Abb. 2, 7; Ü), das andere Mal mehr ausgebreitet (Abb. 1 Ü). Dies sind individuelle



Abb. 2. Thorakale Ansicht des rechten, dorsalen Lappens des Zwerchfellspiegels eines vierjährigen, männlichen Bernhardiners, $\frac{3}{5}$ nat. Größe. (Ohne Retusche.)

K = extremer Fall der Ausbildung der kontralateralen Hauptfasern. N = Nebenfaser, im dorsalen Lappen kaum ausgeprägt. H = homolaterale Hauptfasern. Ü = Kreuzungsknoten der kontralateralen Hauptfasern. P = Eintrittsstelle des Nervus phrenicus. E = über die eigentliche Grenze des Spiegels vorstoßende Muskelpartie. X = Pleura, im Bereich des Spiegels entfernt. F. v. c. = Foramen venae cavae. Hiatt. oes. = Durchtrittsstelle des Oesophagus.

Links oben das Kräfteparallelogramm, dessen Vektoren die jeweiligen Muskelbündel der Pars lumbalis und der Pars sternocostalis darstellen und dessen Resultante das kontralaterale System bildet.

Eigenheiten, die, wie schon einmal erwähnt, von den verschiedensten Bedingungen abhängen und hier nur ihre Erwähnung finden mögen. Die Bildung des Knotens unterhalb der Lumbalpeiler ist in erster Linie bedingt durch die Lage und Richtung des Systems in den dorsalen Lappen entlang der hinteren Muskelsehnengrenzen, die nach ventral unter einem Winkel von 60 bis 85° konvergieren. Dieser Knoten hat aber auch eine eigene Bedeutung: Die sich in ihm überkreuzenden Sehnenfasern bilden erstens einen besonderen Schutz gegen ein ventrales Einreißen des Hiatus oesophagicus und



Abb. 3. Thorakalansicht des Zwerchfells einer zehnjährigen Deutschen Dogge männlichen Geschlechts
Abb. $\frac{1}{2}$ nat. Größe. (Ohne Retusche.)

X = Serosa, im Bereich des Spiegels entfernt. N = extrem ausgebildete Nebenfasern. K = schwächer ausgebildetes kontralaterales System, ganz zurücktretend im oberen Bereich der dorsalen Lappen. C = Anheftung des Hohlvenengekrüses. M = Ansatz des Mediastinums. P = Eintrittsstelle des Nervus phrenicus.

zweitens wird durch ihn die gesamte, radiär zum „ventralen Zentralpunkt“ einstrahlende Sehnenlage entspannt.

Das kontralaterale System gehört morphologisch zu den Hauptfasern, da es sich nach beiden Seiten in Muskelfasern fortsetzt. Während es in den dorsalen Lappen bandförmige Gestalt hat, spalten sich seine Fasern nach der Durchkreuzung im Ventral-lappen fächerartig auf und finden ihre Fortsetzung in Muskelfasern der gesamten Pars sternalis und costalis ventralis (wie die homolateralen Hauptfasern). Die muskulöse Fortsetzung der Fasern in den dorsalen Blättern ist individuell verschieden. Die Fasern haben oft einen Verlauf, wie ihn Heinrich beim Menschen beschrieben hat: Die Sehnenfasern ziehen bis zu den dorsalen Polen der Lappen und setzen sich dort in Muskelfasern der Pars costalis dor-

salis fort. Einige Fasern können aber auch in gerader Richtung gegen das Trigonum lumbo-costale hinziehen und die Verspannung der dort zusammenstoßenden Muskulatur der Pars costalis dorsalis und des Crus laterale der Pars lumbalis direkt aufnehmen. Sie wirken so wie die Sehnen eines zweifledrigen Muskels. Im allgemeinen jedoch ist jene Muskulatur sehr schwach ausgebildet; die Fascien mit ihren serösen Überzügen aber verhältnismäßig stark, so daß in diesem funktionell geringwertigen Teil jene Überzüge die Aufgabe der Verspannung wohl allein bewältigen.

Das kontralaterale System erhält in seinem ventromedialen Verlauf hauptsächlich Zuschüsse aus den Crura intermedia der Pars lumbalis, manchmal sogar in geringem Maße aus dem noch zu beschreibenden Nebenfasersystem und wird dadurch gegen den ventralen Lappen zu immer stärker. Häufig findet man auch, daß das kontralaterale Hauptfasersystem sich überhaupt nicht in Muskelfasern der Pars costalis dorsalis fortsetzt, sondern nur aus jenen der Pars lumbalis (Crus intermedium) entspringt. (Ich bezeichne die Sehnenfasern trotzdem als kontralaterales System wie Heinrich, sowohl zum Zwecke einer einheitlichen Nomenklatur als auch deshalb, weil sich dieses System jeweils in die gegenüberliegende Hälfte des C. t. fortsetzt und die Mediane überkreuzt.)

In letzterem Falle beginnt das System auch nicht in den dorsalen Lappenspitzen, sondern unter Umständen erst im ventralen Drittel (s. Abb. 3). Eine andere Faserqualität übernimmt dann die Verspannung der oberen Teile, die Nebenfasern. Hier tritt die gleiche funktionelle Wertigkeit beider Systeme besonders klar zutage. Bei manchen Präparaten hat man deutlich den Eindruck eines Übergangs und einer Ablösung des einen Systems durch das andere.

3. Die Nebenfasern

(Abb. 1—7; N)

Nebenfasern sind in jedem Zwerchfell vorhanden, jedoch unregelmäßig und in sehr unterschiedlicher Ausbildung. Die Mehrzahl bildet in der Regel in den dorsalen Lappen die Fortsetzung der in das dorsale Drittel der Seitenlappen einstrahlenden Muskelfasern der Pars lumbalis.

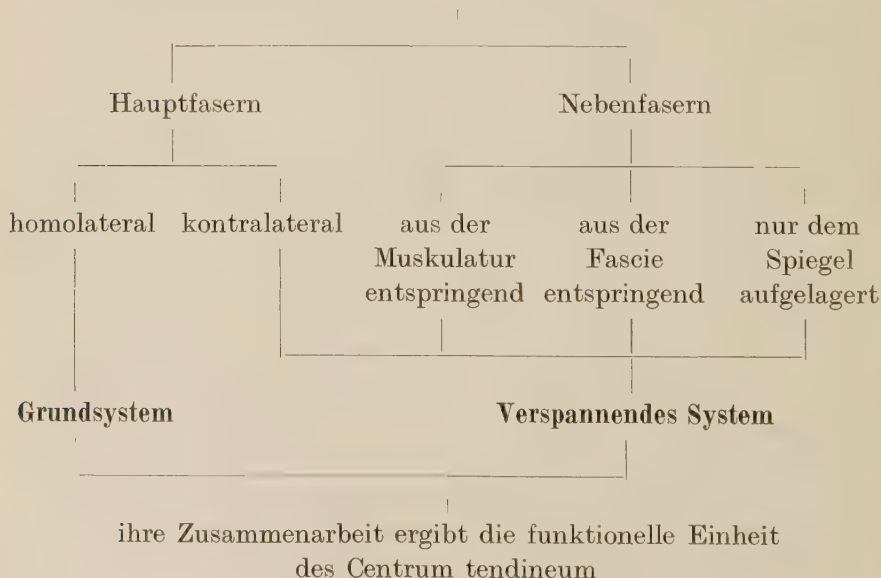
Zunächst geradlinig die Richtung der Muskelfasern fortsetzend, beschreiben sie einen Bogen nach ventral, um dann gegen den

ventralen Lappen hin — in Richtung der Achse des jeweiligen dorsalen, also parallel und mit den Fasern des kontralateralen Systems — zu verlaufen (s. Abb. 1, 3, 6; N). Sie enden noch innerhalb der dorsalen Lappen im Spiegel. Die Nebenfaser sind in der Mehrzahl thorakal, jedoch auch abdominal den homolateralen Hauptfasern aufgelagert, mitunter in kräftigem Ausmaß. Es erfolgt dabei wieder eine teilweise Durchflechtung beider Systeme. Auf der abdominalen Seite des rechten dorsalen Lappens weichen sie von dem eben geschilderten allgemeinen Verlauf ab: Sie helfen dort die laterale und ventrale Begrenzung bzw. die Verspannung des F. v. c. bilden und werden noch eingehend behandelt.

Beginnt nun das kontralaterale System nicht in den dorsalen Seitenlappenpolen, sondern weiter ventral, wie in dem oben geschilderten Falle, so gewährleistet eine jeweils besonders kräftig und gleichmäßig ausgebildete Nebenfaserschicht die notwendige Verspannung. Ist das kontralaterale System andererseits vollständig und kräftig bis zu den dorsalen Lappenenden entwickelt, so treten die Nebenfaser zurück (Abb. 2, 3).

Es gibt auch Nebenfaser, die aus den Fascien entspringen und sich in den Spiegel einordnen, und solche, die den Anschluß an Muskelfaser verloren haben bzw. von vornherein keinen solchen

Morphologische Bestandteile des Zwerchfellspiegels



besaßen. Letztere sind vor allem im ventralen Lappen vorhanden. Dort befindet sich auf der thorakalen Seite ein gewisses Netz von oft ausgesprochen transversalen Fasern, die im Spiegel beginnen und endigen und für eine transversale Verspannung der Hauptfasern sorgen. Mitunter haben diese Nebenfaser eine komplizierte und scheinbar völlig unregelmäßige Anordnung; teils sind sie zahlreich vorhanden, teils in geringem Maße. Teilweise findet man, daß jene Fasern mit ausgesprochen transversalem Verlauf Anschluß an die rechte Costalpartie der Muskulatur finden, also ventral und parallel zur unteren Begrenzung des E. v. c. liegen (Abb. 2, 3). In jedem Falle liegen sie auf der thorakalen Seite des ventralen Lappens, also auf der Zwerchfellwölbung. Sie dürften mit den „transversalen Scheinbögen“ des menschlichen Zwerchfells (Heinrich) identisch sein.

Besondere Beachtung verdient das Gebiet der dorsalen Lappenspitzen. Infolge der hufeisenförmigen Anordnung der Costalmuskulatur wird der Winkel, den diese mit der von dorsomedial herziehenden Lumbalpartie bildet, gegen das Trigonum lumbo-costale zu immer spitzer. Ebenfalls wird die sehnige Verbindungsstrecke gegen das Ende der Lappenspitzen zu immer kürzer, die Muskelzüge treten immer näher zusammen (und werden schwächer). Aus jener mehr und mehr spitzwinkelig verlaufenden Muskulatur entspringen einerseits das kontralaterale System, andererseits die Nebenfaser. Außerdem ist festzustellen, daß die Fascien (Fascia endothoracica und transversa) gerade in den dorsalen Spitzen eine innige Verbindung mit dem Spiegel eingehen. Die Fascia endothoracica ist in jenen Bereichen besonders kräftig ausgebildet. Interessant ist die Faserrichtung dieser Überzüge, die, soweit sie makroskopisch feststellbar ist, im rechten Winkel zu den Muskelfasern verläuft: die collagenen Fasern der Fascien zeigen gewissermaßen einen bogenförmigen Verlauf um die dorsalen Lappenspitzen. Gerade diese Fascien liefern sicher auch ihren bestimmten Beitrag zur Festigung und Verspannung des Muskel-Sehnen-Systems.

Die Fasern des homolateralen Systems, die sich einerseits geradlinig in die Costalmuskulatur fortsetzen, andererseits einen um so größeren Winkel mit der Lumbalmuskulatur bilden, je weiter dorsal sie sich befinden, beschreiben oft einen dorsalkonkaven Bogen. Dadurch wird ein zu krasser Übergangswinkel von der Sehnenfaser zur Muskulatur vermieden. Diese Eigenheit hat, wie schon erwähnt, vielleicht auch eine Bedeutung für die Bildung der Zwerchfell-

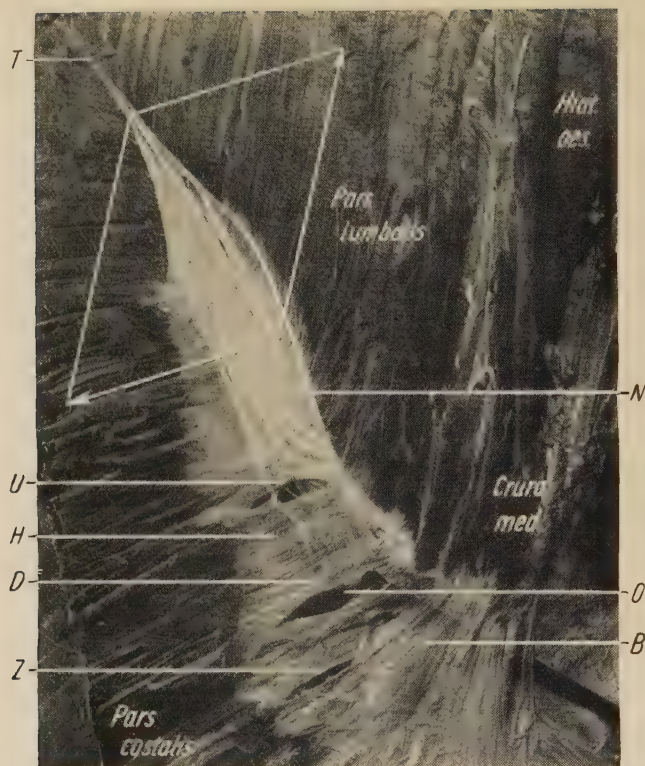


Abb. 4. Abdominalansicht des linken Hornes des Zwerchfellsiegels einer fünf Jahre alten, männlichen Deutschen Dogge. $\frac{2}{3}$ nat. Größe. (Ohne Retusche) Das Peritoneum ist entfernt.

N = abdominale Nebenfasern. Sie verlängern sich zum Teil in das bindegewebige Streifchen, das zum Trig.lumbo-costale hinzieht (T). Einige der Fasern bilden die Spannschoten für ein kleines Foramen (U), das nur bei diesem einen Präparat vorhanden war und zum Durchtritt von subserös gelegenen Gefäßzweigen diente. Interessant ist die Y-förmige Aufzweigung der Faserbündel an der Öffnung, durch welche diese verspannt wird. B = Sehnenbrücke, unter der die Vena phrenica sin. verläuft (Sonde). O = jene dem F. v. c. homologe Stelle, die intra vitam bindegewebig verklebt ist. Der dorsale Teil ist zu einem Bündelchen verdickt (D). Z = Kunstprodukt. H = homolaterale Hauptfasern. Hiat. oes. = Speiseröhrensclitz. Der Winkel, den die beiden Hauptmuskelpartien (Pars lumb. und Pars sternocost.) miteinander bilden, tritt auf der Abbildung besonders deutlich hervor. (Das verspannende kontralat. System liegt thorakal.)

kuppeln. Bewerkstelligt und bei der Muskelkontraktion aufrechterhalten wird die Krümmung im wesentlichen durch das Nebenfasersystem. Zeigt dieses eine ausgeprägte Ausbildung, besonders am Rande zur Costalmuskulatur, so können Fasern des homolateralen Systems im dorsalen Bereich der Seitenlappen in ihrem Verlauf auch einen gewissen Winkel zu den Costalmuskelfasern bilden, doch ist dies nicht die Regel.

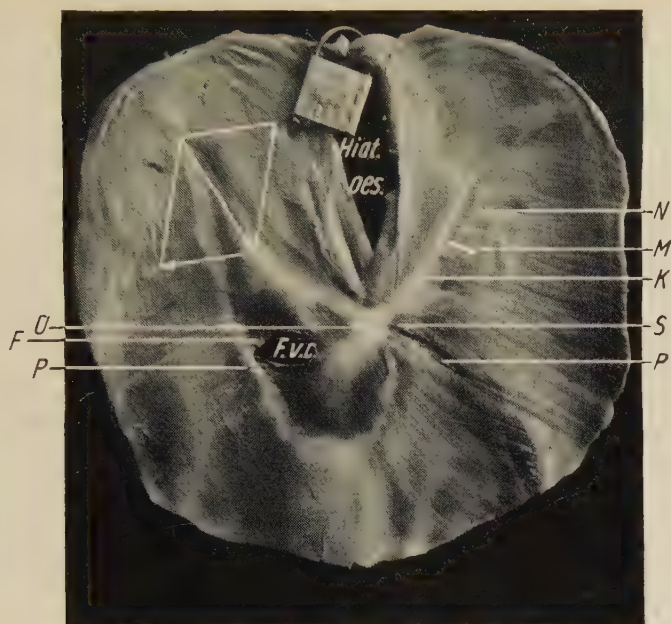


Abb. 5. Thorakale Zwerchfellansicht einer männlichen, drei Jahre alten Hauskatze. $\frac{4}{5}$ nat. Größe. (Ohne Retusche)

Das Centrum tendineum ist sehr dünn und nach rechts verlagert. Die Muskulatur greift im Bereich der dors. Lappen unter der dünnen, thorakalen Sehnenhaut weit über die eigentliche Spiegelgrenze vor (M) und läßt abdominal nur einen schmalen Streifen frei. Kontralaterales System (K) und Nebenfasern (N) „herrschen vor“. Ü = Überkreuzungsknoten des kontralateralen Systems. S = in den Spiegel vordringende Muskelspitze an der Grenze vom linken dorsalen Lappen zum ventralen. Die beim Hunde vorhandene Einstrahlung der Muskulatur in die dorsocraniale Lippe des Foramen venae cavae (F. v. c.) fehlt bei der Katze (F). P = Eintrittsstelle des Nervus phrenicus.

Die großen Unterschiede in der Ausbildung der Nebenfasern, wie überhaupt die morphologischen Differenzen des ganzen C. t. bei den verschiedenen Individuen hängt wohl von den verschiedensten Faktoren ab, wie von der individuellen Beanspruchung des Atemmuskels, vom Gegendruck der Baueingeweide, von der Ausbildung der Kuppeln des Zwerchfells, der Ausbildung der Muskulatur und der verschiedenen Kontraktionskraft usw.

Besonderheiten bei der Katze

Das Centrum tendineum des Zwerchfells der Katze zeigt im Prinzip den gleichen Faserverlauf wie das des Hundes, wenn sich auch infolge der etwas veränderten Form des Spiegels einige Besonderheiten ergeben. Die Fasern sind infolge der geringen Größe des

Objektes wesentlich feiner und dünner als beim Hunde. Oft hat man den Eindruck einer strukturlosen Haut (s. Abb. 5). Zum Teil wurde deshalb für die Untersuchung die Lupe benutzt.

Das wichtigste Merkmal ist das Hervortreten der verspannenden Fasern, also der kontralateralen Haupt- und der thorakalen Nebenfasern gegenüber dem schwachen homolateralen Hauptfasersystem, das in den dorsalen Lappen zum großen Teil durch die abdominaleseitig weit gegen die Lumbalportion vordringende Costalmuskulatur ersetzt wird (vgl. Abb. 5 M). Die Fasern des kontralateralen Systems entspringen bei der Katze nicht nur aus dem obersten Drittel der Muskulatur der Pars costalis, sondern sogar meist über die Hälfte des lateralen Randes der dorsalen Lappen herab. Die (thorakalen) Nebenfasern konzentrieren sich oft am lateralen Rande der dorsalen Spiegellappen und bilden so ein Analogon zu dem kontralateralen System. Sie können sogar bis in den ventralen Lappen hineinreichen und sich an der Bildung des Sehnenknotens beteiligen (s. Abb. 5, N). Die gleiche funktionelle Wertigkeit des kontralateralen Hauptfasersystems und der Nebenfasern wird hier wieder besonders offenbar.

Das gut ausgebildete, weitgehend auf der Muskulatur liegende Nebenfasersystem unterstützt also die Aufgabe des kontralateralen Systems und vermindert die Spannung des im „Sehnenstreif“ der dorsalen Lappen auftretenden Winkelzuges.

Bezüglich der das F. v. c. formenden Fasern und der Nebenfasern im ventralen Lappen ergeben sich kaum Abweichungen vom C. t. des Hundezwerchfells.

Öffnungen im Centrum tendineum

Die den muskulösen Teil des Zwerchfells durchlaufenden „Kanäle“ haben weitgehende Bewegungsfreiheit und sind durch die an elastischen Fasern sehr reichen Übergangsmembranen (Membrana phrenico-oesophagica und phrenico-aortica) unabhängig von der Zwerchfellbewegung. Anders liegen diese Verhältnisse beim Durchtritt der Hohlvene durch den Sehnen Spiegel. Die Hohlvene ist durch Bindegewebe fest mit den Lippen des F. v. c. verbunden. Ein Sehnenzug, der abdominaleseitig von der Sternocostalmuskulatur kommend, in der ventrocaudalen Lippe verläuft (s. Abb. 1, 6; Z), geht in voller Stärke in die Adventitia der Vena cava über. Er sorgt neben der bindegewebigen Befestigung zusätzlich für eine absolute Fixation der Vene am Spiegel.

In Form von zwei Lippen (Abb. 6, D und C) legen sich die das F. v. c. bildenden Teile des Spiegels an die Wand der Hohlvene an (Pancrazi). Bei der stumpfen Entfernung der Hohlvene ergab sich grundsätzlich immer die gleiche, eigenartige Form des eigentlichen Loches. Dies ist bedingt durch die Lage und Anordnung der Sehnen- und Muskelfasern, die das Foramen begrenzen.

Die dorsocraniale Lippe liegt der schräg ansteigenden Hohlvene auf. Die gegen das Lumen zu immer dünner und feiner werdenden, transversalen Sehnenfasern gehören den homolateralen Hauptfasern an.

Bezüglich der Einstrahlung von Costalmuskulatur in die dorsocraniale Lippe beim Hund ist folgendes zu sagen: der Nervus phrenicus tritt als einheitlicher Nervenstrang an die Zwerchfellmuskulatur und unter einen Muskellappen, um sich dort sofort in seine Hauptäste aufzuteilen. Dieser Muskellappen befindet sich also auf der thorakalen Seite und ist im Bereiche des Nerven Eintritts nur durch lockeres Binde- und Fettgewebe mit der übrigen Muskulatur verbunden. Seine Fortsetzung gegen den Spiegel zu bildet auf

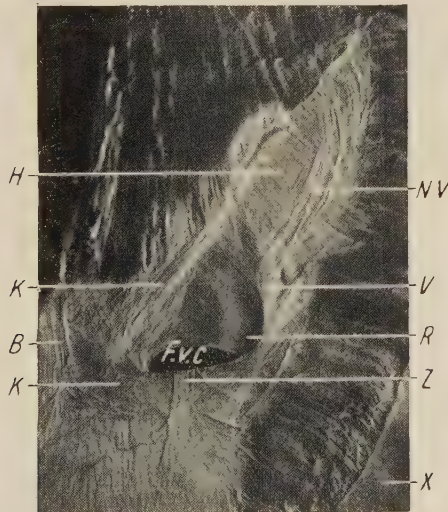


Abb. 6. Abdominalansicht des rechten, dorsalen Lappens des Zwerchfells eines siebenjährigen, männlichen Schäferhundes. $\frac{3}{4}$ nat. Größe. (Ohne Retusche.)

V = verspannende Fasern des Foramen venae cavae (F. v. c.). N = Nebenfasern. K = Teile des kontralateralen Systems. H = homolaterale Hauptfasern. B = rechter Rand der Sehnenbrücke aus homolateralen Hauptfasern, unter die sich die Vena phrenica sinistra hinzieht. Z = auf die Hohlvenenwand übergreifender Sehnzug. R = Spalte zwischen ventrocaudaler und dorsocraniale Lippe des F. v. c., in der die Vena phrenica dextra gegen die Muskulatur zu verläuft. X = Peritoneum.

der rechten Seite des Zwerchfells beim Hund den muskulösen Teil der dorsocranialen Lippe des F. v. c. (Abb. 7, 2, 1; E. 6 D).

Die ventrocaudale Lippe (Abb. 6 C) wird nicht allein von Fasern des homolateralen Systems gebildet, sondern ist eine weitgehend eigene Konstruktion. Sie ist wesentlich stabiler und stärker als die obere Lippe. Dies deutet auf eine starke, funktionelle Beanspruchung hin. An ihrer Bildung beteiligen sich außer den homolateralen Hauptfasern abdominalseitig liegende Züge von Verspannungsfasern mit charakteristischem, ziemlich konstantem Verlauf (Abb. 6 V). Vom mittleren Teil der Lumbalmuskulatur aus ziehen Nebenfaser — zunächst in Richtung des homolateralen Hauptfasersystems laufend — gegen die Pars costalis zu. Nachdem sie meist einen Zuschuß von einigen Nebenfaserzügen aus dem dorsalen Drittel der Lumbalportion erhalten haben, wendet sich der größte Teil von ihnen stark gebündelt im Bogen ventromedial — unter weiterem Zuschuß von Fasern aus der Costalmuskulatur — und bildet somit die untere Lippe (ein geringer Teil setzt sich des öfteren geradlinig entlang der Spiegelgrenze in den ventralen Lappen fort).

Von links kommend verstärken die Züge des kontralateralen Systems das Ganze. Fasern des rechten Schenkels des kontralateralen Systems greifen wirbelartig in die untere Lippe ein und bewirken so medial einen abgerundeten Bogen des Foramens, während lateral infolge der genannten Anordnung (thorakal überstehender Muskellappen, abdominale Verspannungsfaserbündel) immer ein spitzer Winkel entsteht.

In jenem Winkel (Abb. 6 R) verliert sich die Vena phrenica dextra zwischen den Muskellappen und dem Sehnenbogen. Die Form jenes halbkreisförmigen Bogens, in dem die Hohlvene gleichsam aufgehängt ist, wird aufrechterhalten durch die genannten jeweiligen Zuschüsse von Nebenfaser. Diese können dabei eine doppelte Bedeutung erlangen: so dienen die aus dem dorsalen Bereich des rechten Hornes herabziehenden Nebenfaser, die mit denen auf der thorakalen Seite gleichlaufen, nicht nur zur „Aufhängung“ des Sehnenbogens der ventrocaudalen Lippe, sondern sie unterstützen gleichzeitig die das homolaterale Hauptfasersystem verspannenden thorakalen Nebenfaser.

Interessant ist die Tatsache, daß die Sehnenfasern zur eigentlichen Aufhängung und Fixation der Hohlvene rein abdominal liegen. Dies erfährt seine Erklärung in der funktionellen Beanspruchung.

Das F. v. c. stellt weder den Kulminationspunkt der Zwerchfellwölbung noch einen Fixpunkt dar, wie man früher annahm (Sußdorf) und wie heute noch in Lehrbüchern zu lesen ist. Jene Autoren gingen davon aus, daß die Hohlvene einerseits mit dem Herzen, andererseits mit dem Zwerchfellspiegel fest verbunden ist und so kaum Exkursionen des F. v. c. erlaubt. Untersuchungen über den histologischen Bau der thorakalen Hohlvene an Hunden und Katzen (Franklin, Tenschert), ferner an allen Haustieren (Bongartz) ergaben, daß sich die Möglichkeit einer elastischen Längsdehnung des thorakalen Teiles der Vena cava caudalis bei tiefer Inspiration aus dem Bau der Venenwand geradezu ableiten läßt. Tenschert wies an lebenden Hunden und Katzen durch röntgenologische Kontrolle des F. v. c. während forcierter Atmung nach, daß beträchtliche Exkursionen des Hohlvenenlochs und damit eine entsprechende Dehnung und Zusammenziehung der Hohlvene stattfinden. Nach Franklin kann die Verlängerung des Gefäßes in der Inspiration neun Achtel ihrer Länge bei Expiration betragen. Auch in der Expiration steht der thorakale Teil der Hohlvene infolge des Muskeltonus und infolge seiner eigenartigen Konstruktion noch unter Zugspannung.

Es ist offensichtlich, daß jene konstant vorkommenden, rein abdominal liegenden Spannungsfasern in ihrer Anordnung jenen Zugspannungen der schräg vom Herzen zur Leber ansteigenden Hohlvene entgegenwirken und eine feste Fixierung des Gefäßes am Zwerchfell gewährleisten.

Eine eigene Bedeutung haben diese Verhältnisse nun für den Kreislauf. Franklin wies nämlich durch physiologische Versuche entsprechend den Längenänderungen der Hohlvene im thorakalen Bereich Volumenänderungen während der In- und Expirationsphase nach. Es erfolgt bei der inspiratorischen Dehnung des bereits im Ruhezustand der tiefsten Expiration unter Zugspannung stehenden Gefäßes eine Volumenabnahme. (Nach Franklin hat die thorakale Hohlvene des Hundes ihr größtes Volumen bereits im Zustand der tiefsten Expiration.) Mit dieser Erscheinung, das heißt mit der Volumenzunahme in der Expiration und mit der damit verbundenen Abnahme der Stromgeschwindigkeit dürfte die Erscheinung des Pulsus respiratorius, insbesondere die „respiratorische Puls-Arrhythmie des Hundes“ zusammenhängen. Bekanntlich setzt bei Hunden häufig der Herzschlag während der Expi-

ration kurz aus, um während der Inspiration vermehrt aufzutreten. Der thorakale Hohlvenenabschnitt sammelt gewissermaßen während der Expiration das Blut (Volumen-Zunahme), um es bei der Inspiration (Volumen-Abnahme) mit vermehrter Geschwindigkeit gegen das Herz vorzutreiben. Unterstützend wirkt dabei zusätzlich der „Druck auf den Blutschwamm Leber“ (Heinrich, Wenkebach).

Inwieweit Säugetiere einen ausgeprägten Pulsus respiratorius aufweisen, dürfte also von dem Zeitpunkt im Atmungsablauf abhängen, zu dem die Hohlvene ihr größtes Volumen hat. Nach Franklin liegt dieser Zeitpunkt bei den einzelnen Tierarten verschieden.

Bezüglich jener von Blair am menschlichen Zwerchfell gefundenen linken Venenforamina, die homolog und symmetrisch zu jenem der Vena cava auf der linken Seite im Sehnenspiegel am Übergang vom ventralen Lappen zum dorsalen liegen sollen haben meine Untersuchungen am Hundezwerchfell folgendes ergeben:

Infolge der etwas veränderten Gegebenheiten im C. t. des Hundes gegenüber dem menschlichen Zwerchfellspegel muß man bei einer hieraufbezüglichen Untersuchung auch von anderen Voraussetzungen ausgehen. Das F. v. c. liegt direkt an der Grenze Muskulatur—Sehnenspiegel. Die Fasern der dorsocranialen Lippe bilden die Fortsetzung jenes thorakal liegenden, dorsal in die Muskulatur übergehenden Muskellappens, der ventral mit der übrigen Muskulatur nur durch lockeres Binde- und Fettgewebe verbunden ist, und unter den der Nervus phrenicus tritt und dort seine Aufteilung vollzieht (Abb. 2, 7; P).

Von der Hohlvene spaltet sich direkt im Bereich des Foramens die Vena phrenica dextra ab und läuft ebenfalls unter jenen Muskellappen, um sich dort ebenso wie der Phrenicus aufzuzweigen. Hier liegt also ein gewisser Knotenpunkt, zumal sich an derselben Stelle auch noch ein von dorsal kommender, abdominal schräg über die obere Lippe laufender Ast der Arteria phrenica abdominalis aufzweigt (Abb. 4).

Bezüglich jenes Knotenpunktes finden wir auf der linken Seite genau dieselben Verhältnisse. Homolog zur rechten Seite ist auch der Muskellappen angeordnet (Abb. 7 W). In den meisten Fällen



Abb. 7. Thorakale Seite des Zwerchfells eines fünfjährigen Schnauzerbastards. $\frac{1}{2}$ nat. Größe. Die Serosa ist entfernt. (Ohne Retusche.)

F. v. c. = Foramen venae cavae. Hiatt. oes. = Speiseröhrenschiitz. N = Nebenfasern. Ü = gut ausgebildeter Sehnenknoten des kontralateralen Hauptfasersystems. Der Muskellappen (E), der sich auf der rechten Seite in die obere Lippe des F. v. c. fortsetzt und unter den bei (P) der Nervus phrenicus tritt, ist ventral nur durch lockeres Binde- und Fettgewebe mit der übrigen Muskulatur verbunden. Dorsal geht er in diese über. Er ist auf der linken Seite gleichermaßen vorhanden (W). Die an ihn anschließenden Sehnenfasern bilden eine ähnliche Lippe wie am F. v. c. Die Überlappung (O) ist jedoch bindegewebig mit den darunterliegenden Fasern verbunden, so daß kein offenes Lumen entsteht.

ergab sich, daß das lockere Binde- und Fettgewebe unter dem Muskellappen sich auch unter jene Fasern fortsetzt, die, den homolateralen Hauptfasern angehörend, den Anschluß an den Muskellappen darstellen. Bei stumpfer Durchtrennung jenes lockeren Bindegewebes wird gewissermaßen ein Foramen sichtbar (Abb. 4, 7; O). Es ist analog dem F. v. c., steht allerdings bezüglich seiner Größe in keinem Verhältnis zu jenem. Seine beiden Lippen liegen aufeinander und bilden in der Regel kein offenes Lumen. Dies liegt im wesentlichen auch an der abdominal befindlichen Sehnenbrücke (Abb. 4 B, Sonde!), die zum Teil über jenem Gebiet liegt, und unter der die Vena phrenica sinistra von rechts nach links verläuft. (Diese Sehnenbrücke kommt konstant vor. Ihre Bestandteile sind homolaterale Hauptfasern, die vom Pfeilerende zur linken Pars sterno-costalis ziehen.)

Der aus dorsaler Richtung kommende Gefäß- und Nervenstrakt (die oben genannte Arterie mit begleitenden Venen und Nerven-ästen) liegt zunächst abdominal wie alle stärkeren Gefäße und Nerven, gelangt jedoch dann in jene bindegewebig verklebte Öffnung und mit der Vena phrenica sinistra unter dem thorakal

liegenden Muskellappen zu dem „Knotenpunkt“, der Aufzweigungsstelle der Gefäße und des Nervs (Abb. 4).

Die Öffnung selbst stellt keine besondere Konstruktion dar (dies ist ja funktionell auch gar nicht nötig); ihre Lippen bestehen einfach aus homolateralen Hauptfasern, die lediglich zu einem Bündelchen verdickt sein können. Im Grunde herrschen die gleichen Verhältnisse wie auf der rechten Seite, nur daß eben durch jene beim erwachsenen Tier rudimentäre Öffnung keine der Vena cava homologue Vene aus dem Abdomen in den Thorax führt und dieselbe auch von Serosa beiderseits bedeckt ist.

Ohne Zweifel jedoch ist diese Stelle mit jenem Foramen des menschlichen Zwerchfells identisch, über das Blair in Wort und Bild berichtet und durch das auf einem frühen Embryonalstadium die linke der paarigen *Venae revehentes hepatis* von der Leber zum Sinus venosus führt. Während der vergrößerte obere Teil der rechten zu jenem Teil der Hohlvene wird, der durch das Zwerchfell tritt, obliteriert die linke etwa zu jenem Zeitpunkt und ist in ausgewachsenen Individuen nicht mehr oder höchstens rudimentär vorhanden.

Muskelbündel im Bereich des Centrum tendineum

(Abb. 1 A)

Ebenso wie Heinrich, Blair, v. d. Hellen u. a. beim Menschen, Haberlah und Bertelli bei Haussäugetieren (ausführliche Literaturangaben geben v. d. Hellen und Haberlan), fand ich im Bereiche des C. t. des Hundezwerchfells Einlagerungen von Muskulatur. Beim Hunde kamen sie in etwa 25% der Fälle vor, bei der Katze dagegen konnte ich keine solchen Einlagerungen feststellen.

Diese Muskelbündel lagen teils vollkommen isoliert im Sehnen Spiegel, teils stellten sie die abnorme Fortsetzung des muskulösen Teils des Zwerchfells — und zwar der Pars costalis — in dem Spiegel dar. Ähnlich wie Blair und v. d. Hellen, fand ich oft mehrere (bis zu drei) Muskelbündel in einem einzigen Präparat. In allen Fällen setzten sie sich in Sehnenfasern normaler Lage fort. Ich fand sie im wesentlichen im ventralen Spiegellappen, bei einem vierjährigen, weiblichen Vorstehhund auch drei, sich überkreuzende Bündelchen dorsomedial vom F. v. c. im rechten dorsalen Blatt. Im linken dorsalen waren in keinem Falle irgendwelche muskulösen

Einlagerungen vorhanden. Die Bündelchen präsentierten sich teils auf der thorakalen, teils auf der abdominalen Seite des C. t., und zwar immer als muskulöse Zwischenstücke von Sehnenfaserbündeln des Spiegels. Da der Sehnen Spiegel an und für sich von geringer Stärke ist und teilweise nur aus einer Faserlage besteht, zeigt sich ein Bündel oft sowohl von der abdominalen als auch von der thorakalen Seite gleich gut: In dem kleinen Bereich eines solchen Bündelchens ist das C. t. in seinem ganzen Durchmesser muskulös. Bei einem solchen, etwa ein Quadratzentimeter großen Bündelchen im C. t. des Zwerchfelles eines achtjährigen Schäferhundes, das etwa in der Medianlinie des unteren Drittels des ventralen Lappens lag, konnte ich sogar eine eigene Versorgung mit besonderen Blutgefäßen aus der Muskulatur der Pars sternalis feststellen.

Bei meinen Untersuchungen ergaben sich einige bevorzugte Stellen für muskulöse Einlagerungen. Diese waren:

- a) die ventrale Hälfte des ventralen Blattes des C. t. Muskelbündels in diesem Bereich wurden bei Schäferhund, Foxterrier und Dackel gefunden. Die Bündel waren durchschnittlich nicht größer als ein Quadratzentimeter, auch bei großen Hunden, und verliefen als Teilstücke der Sehnenfaserzüge, die von der Pars sternalis zum medialen Pfeilerende ziehen (bzw. als Teile der Sehnenfasern des kontralateralen Hauptfasersystems) in mehr oder weniger dorsoventraler Richtung. Je nach Stärke des Sehnen spiegels und des Muskelbündels selbst lag dieses abdominal (unter dem Peritoneum), thorakal (unter der Pleura) bzw. war der Sehnen Spiegel, wie schon erwähnt, in diesem Bereich vollkommen muskulös.
- b) Eine weitere bevorzugte Stelle für abnorme Muskelbündel war das Gebiet um das F. v. c. Wie schon beschrieben, ist die dorsocraniale Lippe des F. v. c. beim Hunde zur Hälfte muskulös. Diese Einstrahlung der Pars costalis ist jedoch normalerweise bei jedem Hund zu finden und stellt ein Artcharakteristikum dar (Pancrazi). Es ist deshalb nicht als abnorm anzusehen.

Lateral vom F. v. c. fand ich bei einem vierjährigen, weiblichen Schäferhund ein 5 mm breites und 2 cm langes Bündel als muskulöses Teilstück der Sehnenfiguration der lateralen Begrenzung des F. v. c. (s. dort). Ventral des F. v. c. zeigte sich in drei Fällen an derselben Stelle eine mehr oder weniger

quadratische Muskelfläche (Abb. 1 A). Bei einem vierjährigen und einem achtjährigen männlichen Schäferhund war sie etwa 25×25 mm groß, bei einem siebenjährigen, weiblichen Foxterrier etwa 15×15 mm. In den beiden ersten Fällen bestand dieses quadratische Muskelbündel aus mehreren Schichten mit verschiedener Faserrichtung. Abdominal lagen die Muskelfasern in nahezu dorsoventraler Richtung; lateral gleichermaßen als muskulöses Teilstück der Sehnenzüge der lateralen Begrenzung des F. v. c., medial jedoch als Zwischenstück des Sehnenzuges, der, von der Pars sternalis kommend, in die Adventitia der Hohlvene einstrahlt. Darunter fanden sich einige, zu den genannten, senkrecht liegende Muskelfaserzüge, die die Fortsetzung der Pars costalis darstellten und sich sehnig in den Spiegel als ein Teil der zum Knoten ziehenden Fasern des kontralateralen Hauptfasersystems fortsetzten. Auf diesen letztgenannten Muskelfaserzügen lagen — jetzt thorakalseitig gesehen — Sehnenfasern des eben genannten kontralateralen Hauptfasersystems, die, erst einige Millimeter von der normalen Muskel-Sehnen-Grenze an, sich im Bereich des quadratischen Muskelbündels muskulös zeigten. Bei dem Foxterrier lag das Bündel ventral des F. v. c. und rein abdominal im Zuge der Sehnenfasern dessen lateraler Begrenzung und bestand nur aus einer Lage.

Eine besondere Muskelabnormität fand ich bei einem fünfjährigen, männlichen Schäferhund. Ein etwa 5 mm breites und 2 mm dickes Muskelbündel entsprang direkt unter der Eintrittsstelle des linken Phrenicus aus der Pars costalis und setzte sich in das Mediastinum fort. In etwa 1 cm Abstand vom Zwerchfell in dorsaler Richtung verlaufend, fächerte sich ein Teil dieses Muskelzuges auf, um sich entlang der Ansatzlinie des Mediastinum an der Grenze zwischen linkem dorsalen und ventralem Blatt anzuheften. Der andere Teil verließ das Mediastinum direkt am ventralen Ende des Hiatus oes. und strahlte nach etwa 3 cm Verlauf unter der Pleura an der Grenze zwischen Crus mediale sinistrum und Crus intermedium in die Pars lumbalis ein. An dieser Stelle möchte ich auch das Präparat des Zwerchfells eines dreijährigen weiblichen Dackels erwähnen, bei dem die Muskulatur der Pars sternalis vollständig fehlte, und die Scheidewand zwischen Thorax und Abdomen an dieser Stelle im wesentlichen nur von der Fascia transversa, der Pleura und dem Peritoneum gebildet wurde. Die Bindegewebs-

fasern der Fascie waren kräftig entwickelt. Vom C. t. her strahlten nur einige wenige Sehnenfasern in diesen Bereich ein.

Mit der sich ergebenden Frage nach Ursache und Zweck der accessorischen Muskelbündel im C. t. hängt eng zusammen die Frage nach der Entstehung des Sehnenspiegels, bzw. nach der sog. „Muskularisierung“ des Zwerchfells. Der Ursprung der Zwerchfellmuskulatur ist wohl bis heute noch nicht endgültig geklärt. Einerseits soll sie auf Grund der Innervation vollständig dem dritten bis fünften Halsmyotom entstammen (Broman, Fischel, Bonnet u. a.). Andererseits suchen andere Forscher ihren Ursprung direkt im omnipotenten Mesenchym (Zietschmann, Körner). Nach Zietschmann-Krölling (1955) soll die Zwerchfellmuskulatur teils von Myotomen abstammen, zum größeren Teil aber aus einem Vormuskelblastem, also direkt aus dem Mesenchym.

Wie dem auch sei, jedenfalls wird das ursprünglich bindegewebige, primitive Zwerchfell, das seine Anteile bezüglich seiner Entwicklung hauptsächlich von der cranialen Schicht des Septum transversum, ferner von der Pleuroperitonealmembran und vom Mesoesophageum erhält (Brand), „muskularisiert“ (von quergestreifter Muskulatur durchsetzt).

Über die Entstehung des von Muskulatur freien, zentralen, sehnigen Teiles des definitiven Zwerchfells herrschen dabei wieder zwei verschiedene, grundlegende Ansichten. Nach Broman soll in einem sehr frühen Embryonalstadium (z. B. bei einem 25 mm langen menschlichen Embryo) die Muskulatur überall im Zwerchfell ausgebreitet sein. Das C. t. soll in der Folge durch partielle Atrophie dieser Muskulatur und dessen Umwandlung in Sehngewebe, also sekundär entstehen. Broman erklärt damit das „nicht seltene, anomale Vorkommen von Muskelbündeln im C. t. des Menschen und anderer Säugetiere“. Ferner sei diese Entstehungsweise des Spiegels der Grund, daß jener bei gewissen Säugern (Talpa, Wale, Musteliden) vollständig fehlen könne.

Diese Anschauung über die Entstehung des C. t. findet man in der Folge auch in den Lehrbüchern der Embryologie (Zietschmann u. a.). Dagegen steht jedoch eine sehr ausführliche Arbeit von Körner, der sich gegen Bromans Theorie wendet und nach dessen Untersuchungen an Embryonen von Schwein, Meerschweinchen und von der Maus das sehnige C. t. durch Wachstum und Vergrößerung der zentralen Abschnitte des primitiven, bindegewebigen Zwerchfells, also primär aus dem Mesenchym ohne vorherige,

totale Muskularisierung entsteht. Körner fand bei seinen Embryonen nie ein völlig muskulöses Zwerchfell. Er führt die Beobachtung von Broman, die sich auf die Untersuchung eines einzigen menschlichen Embryos gründet (!), auf eine individuelle Varietät zurück. Auch haben jene Tiere wie Talpa, Wale und Musteliden nicht ein definitiv völlig muskulöses Zwerchfell, sondern wohl in jedem Falle ein C. t., wenn es auch nur sehr schmal, bzw. strichförmig ist (Pancrazi). Schon rein mechanisch muß der Zwerchfellmuskel eine zentrale Sehnenverspannung besitzen, da die Muskulatur von allen Seiten gegen das Zentrum hin einstrahlt.

Die Muskulatur der Pars sterno-costalis entwickelt sich nach Körner jeweils aus einer „Vormuskelmasse“ in der Umgebung des Eintritts des Nervus phrenicus. Ob die der Pars lumbalis aus eben dieser Vormuskelmasse oder aus einer eigenen entsteht, konnte er nicht feststellen. Jedenfalls entwickeln sich Muskulatur und Sehngewebe unabhängig voneinander. Bei der Maus, die ein verhältnismäßig schmales C. t. hat, konnte er zudem nachweisen, daß zwar die Muskulatur im Laufe der embryonalen Entwicklung gegen den Spiegel vorwächst, jedoch nicht, um wieder zu atrophieren, sondern um vielmehr nur die endgültige, schmale Form des C. t. bei dieser Tierart entstehen zu lassen.

Nach Levi ist beim menschlichen Zwerchfell der Unterschied in der Oberflächenausdehnung des muskulösen und des sehnigen Teils in der ersten Zeit der Entwicklung nicht sehr ausgeprägt, während im weiteren Verlaufe das Wachstum der Gesamtoberfläche vor allem zugunsten der Muskulatur geschieht. In der letzten Entwicklungsphase soll deren Ausdehnung ihr größtes Ausmaß erreichen. Auch diese Ergebnisse von Untersuchungen, die an 15 verschiedenaltigen menschlichen Föten gemacht wurden, sprechen gegen die Theorie Bromans.

Zu diesem Problem schreibt Brand (1949):

„Von der Peripherie her wächst nun der Zwerchfellmuskel in diesen cranialen Abschnitt des Septum transversum vor, erreicht aber bei diesem Vorwachsen nicht das Zentrum der Platte, welches daher frei von Muskelgewebe ausgespart bleibt. Das hier liegende, embryonale Mesenchym differenziert sich in das straffe Centrum tendineum des Zwerchfells aus.“

Das C. t. entsteht also — aller Wahrscheinlichkeit nach — primär aus dem Mesenchym und nicht sekundär durch Muskel-

atrophie bzw. Umwandlung von Muskel- in Sehnenfasern. In letzterem Falle würden die Muskelbündel im Spiegel lediglich Rudimente einer auf einem frühen Embryonalstadium atrophierenden Muskulatur darstellen. In ersterem Falle lassen sie sich ohne weiteres mit der Omnipotenz des Mesenchyms erklären.

V. d. Hellen sieht in einem Teil jener Bündel besondere Einrichtungen zur Lüftung von Gefäßen, die zwischen den Fasern des Spiegels liegen; bzw. zur Entlastung von Kreuzungsstellen von Nervenästen des Phrenicus. Nach meinen Untersuchungen beim Hunde sind die anormalen Muskelbündel lediglich Fortsetzungen des muskulösen Teils in den Sehnen Spiegel, bzw. muskulöse Teilstücke von normalen Sehnenfaserbündeln. Eine Beziehung zu Nerven oder Gefäßen habe ich nicht festgestellt. Noch dazu kommen sie so unregelmäßig vor — im Gegensatz zu den Gefäßen —, daß eine besondere Funktion im Sinne v. d. Hellens unwahrscheinlich ist. Man könnte höchstens den Bündeln um das Foramen venae cavae eine gewisse diesbezügliche Aufgabe zubilligen.

Ich betrachte die Muskelbündel im C. t. lediglich als atavistische Bildungen. Eine besondere funktionelle Bedeutung konnte ich nicht feststellen. Falls überhaupt vorhanden, sind sie bereits im Welpen- bzw. Fötenalter zu beobachten, und nicht, etwa durch besondere Beanspruchung, intra vitam entstanden.

Diskussion

In der deutschen Literatur findet man zum großen Teil die Ansicht, die Konstruktion des Zwerchfellspiegels des Hundes und der Katze lasse sich makroskopisch infolge seiner Feinheit nicht genau nachweisen. Dies sei mit der vorliegenden Arbeit widerlegt.

Zum Teil wird von zwei oder drei Schichten gesprochen, die den Aufbau des C. t. bedingen sollen. Es ist gerade beim Fleischfresserzwerchfell abwegig, von solchen Schichten zu sprechen. Die das Grundsystem der homolateralen Hauptfasern verspannenden Fasern — morphologisch von verschiedener Herkunft — bilden keine geschlossene Schicht, sondern sind je nach Bedarf an den notwendigen Stellen angeordnet. Sie durchflechten zum Teil förmlich das Grundsystem und finden sich thorakal wie auch abdominal.

Es ist unzweckmäßig, beim Hunde von einer zwei- oder dreischichtigen Sehnenfaserung zu sprechen. Abgesehen davon, daß

diese Angaben keine Aussage über den Zweck dieser Systeme machen, existiert hier keine geschlossene, „thorakale Hauptfaserschicht, die durch eine intermediäre Mittelschicht mit einer abdominalen Hauptfaserlage verbunden ist“. Diese Darstellung, die sich im Grunde von Haberlah ableitet und sich bis in die heutige Zeit erhalten hat, dürfte auf dessen rein mikroskopische Untersuchung zurückzuführen sein. Auf dem sehr kleinen Querschnitt eines mikroskopischen Präparates, das aus einer beliebigen Stelle des Spiegels herausgegriffen wird, ist natürlich eine — örtlich begrenzte — Schichtung (Grundfasern — verbindende, bindegewebige Mittelschicht — verspannende Fasern oder verspannende Fasern — Grundfasern — verspannende Fasern) sichtbar! Es ist jedoch offenbar, daß diese Betrachtungsweise für eine Untersuchung der Einheit *Centrum tendineum* nicht haltbar ist.

Vergleicht man die auf Grund meiner Untersuchungen gegebene Darstellung des Hundezwerchfells mit den Arbeiten über das menschliche Zwerchfell, insbesondere mit jener von Heinrich, so erhebt sich infolge vorhandener, wesentlicher Parallelen in Konstruktion und Aufbau des Spiegels auch die Frage nach dem Vorhandensein der „paradoxen Krümmung der Pars sternalis“ (Heinrich, Hasselwander) des Zwerchfells beim Fleischfresser. Heinrich sieht in den kontralateralen Hauptfasern einen wesentlichen Faktor für das Zustandekommen dieses Phänomens. Gerade jene kontralateralen Hauptfaserbündel sind aber in entsprechender Ausbildung auch im Zwerchfellspiegel von Hund und Katze in ausgeprägter Form vorhanden. Der Hund weist jedoch auch bei forcierter Atmung keine paradoxe Krümmung seiner Pars sternalis auf. Dies ergab sich aus Röntgenaufnahmen, die mir freundlicherweise von Herrn Dr. Walter (Wiss. Assistent am Tieranatomischen Institut München) für meine Untersuchungen zur Verfügung gestellt wurden. Der eigentliche Grund hierfür dürfte einerseits in der waagerechten Lage des Hundekörpers mit all seinen Folgen (statische Verhältnisse, Druck der Eingeweide usw.), andererseits im aufrechten Gang des Menschen liegen. Durch den Wechsel der Körperstellung aus der Waagerechten in die Senkrechte ergaben sich beim Menschen im Laufe der Zeit entsprechende Veränderungen (Slijper). Mögen nun die kontralateralen Hauptfasern die paradoxe Krümmung der Pars sternalis des menschlichen Zwerchfells begünstigen; ihre primäre, ursprüngliche Aufgabe ist es sicher nicht. Dagegen spricht ihr Vorhandensein im

Carnivorenzwerchfell, wo sie mitunter als beträchtliche Bündel auftreten (Abb. 2). Ihre Aufgabe ist — mit Hilfe der funktionell gleichwertigen Nebenfasern — die Aufnahme der infolge der gegebenen Muskelanordnung auftretenden, im Winkel zueinander liegenden Kräfte, im Sinne eines physikalischen Kräfteparallelogramms. Daß gerade der Hund das kontralaterale Hauptfasersystem in gleicher Weise wie der Mensch aufweist — im Gegensatz zu anderen Haustieren —, liegt an der annähernd homologen Anordnung der Muskulatur, der sich daraus ergebenden Form und Gestalt des C. t., wohl auch der Lage des F. v. c. und den daraus resultierenden Gegebenheiten und dadurch letztlich also an der entsprechenden funktionellen Beanspruchung der einzelnen Punkte innerhalb des Sehnenspiegels bei der Zwerchfellkontraktion.

Es wäre noch die Bedeutung des C. t. für das Zwerchfell in der Gesamtheit seiner sehnigen Strukturen zu betrachten. Aufgebaut aus in ihrer Anordnung konstant vorkommenden Grundfasern und aus einem System, das jene Grundfaserplatte verspannt, und dessen Fasern individuell ausgeprägt sind, stellt der Zwerchfellspiegel eine funktionelle Einheit dar, die ihre Aufgabe, die Aufnahme und Koordination der verschiedenen Muskelkräfte, erst durch das Vorhandensein und das Zusammenwirken dieser zwei Hauptbestandteile erfüllen kann.

Ob und inwieweit der Sehnenspiegel durch seine Konstruktion für die Bildung der Kuppeln des Zwerchfells beiträgt, läßt sich an Hand seines Faserverlaufs nicht feststellen; eine aktive Beteiligung bei deren Entstehung ist jedoch nicht einzusehen. Einzig die zuvor geschilderten „Krümmungen“ der Muskulatur und der homolateralen Hauptfasern in den dorsalen Lappen könnten einen Beitrag dazu liefern.

Für die Bildung der Gesamtwölbung des Zwerchfells ist das Druckgefälle vom Abdomen zum Thorax verantwortlich. Im dorsalen Bereich entstehen gewissermaßen die zwei „Kuppeln“ durch die halbtrichterförmige, mediane Einziehung, die durch den dorsocaudalen Zug der Lumbalpeiler des Zwerchfells und durch die an dieser Stelle die Scheidewand durchdringenden Kanäle (Oesophagus, Aorta) hervorgerufen wird. Ventral entsteht durch den Herzbeutel der sog. Herzsattel (Walter). Rechts von ihm liegt jene ventrale Kuppel, die den Kulminationspunkt der ganzen Zwerchfellwölbung darstellt. Während dorsal die beiden Lappen des

Spiegels ungefähr auf den Wölbungen der beiden Kuppeln liegen, ist dies ventral nicht der Fall. Jener Kulminationspunkt fällt in den Bereich der Muskulatur bzw. auf die Grenze Muskulatur—Sehnenspiegel.

Die Hauptaufgabe des Zwerchfellspiegels ist m. E. die Aufnahme der verschiedenen Kraftvektoren zu einer einheitlichen, geordneten Wirkung. Der Sehnenspiegel ist jener Teil des Zwerchfells, der die verschiedenen, veränderlichen Kräfte der von der Körperwand her einstrahlenden Muskulatur aufnimmt und eine geordnete, thorako-abdominale Bewegung möglich macht. Nötig dazu sind die einzelnen Elemente des C. t., die letzten Endes in ihrer Gesamtheit die funktionelle Einheit einer „Verspannungsaponeurose“ darstellen.

Weitere wichtige Aufgaben des Sehnenspiegels sind wohl die Fixation der dauernd unter Zug stehenden Hohlvene am C. t. und die Gewährleistung eines offenen Lumens der Vena cava beim Durchtritt durch das Zwerchfell durch die besonderen Faseranordnungen. Nicht zu vergessen ist schließlich die Bedeutung des C. t. für die Resorption von Stoffen aus dem Abdomen durch seine besonderen Einrichtungen.

Zusammenfassung

1. Das Centrum tendineum des Hundezwerchfells zeigt im Vergleich zu den anderen Haustieren in vielen Punkten weitgehende Parallelen zum menschlichen Zwerchfellspiegel.

Beim Hund, aber auch bei der Katze, ist der Sehnenspiegel aus verschiedenen morphologischen Faserqualitäten — wie der des Menschen — aufgebaut, und zwar aus

„homolateralen Hauptfasern“,
 „kontralateralen Hauptfasern“ und
 „Nebenfasern“.

2. Für ein Verständnis der Konstruktion des Centrum tendineum ist jedoch eine funktionelle Betrachtungsweise nötig. Je nach der Aufgabe der Faserbündel unterscheide ich zwei wesentliche Systeme im Zwerchfellspiegel:

a) Das Grundsystem der homolateralen Hauptfasern. Seine Struktur ist regelmäßig und konstant. Die Fasern stellen die Verbindung der beiden großen, embryonal getrennt entstehen-

den Muskelpartien des Zwerchfells, der Pars lumbalis und der Pars sternocostalis auf jeweils kürzestem Wege her und liefern die Grundlage des Zwerchfellspiegels.

- b) Das verspannende System der kontralateralen Hauptfasern und der Nebenfaser. Die Fasern sind — je nach den individuellen Gegebenheiten — sehr unregelmäßig verteilt und nur an den jeweiligen Stellen des Bedarfs angeordnet. Sie sind notwendig zur indifferenten Verspannung des Grundsystems und der Muskulatur, da die aus verschiedenen Richtungen einstrahlenden Muskelbündel sich unter bestimmten Winkeln in die Fasern des Grundsystems fortsetzen.
3. Die zentrale Aponeurose des Zwerchfells als Ganzes stellt eine funktionelle Einheit dar, deren Bestehen erst das Vorhandensein beider Systeme ermöglicht. Das eine System wäre ohne das andere nicht existenzfähig.
4. Eine paradoxe Krümmung der Pars sternalis des Zwerchfells, wie sie der Mensch bei Inspiration aufweist, ist beim Hunde nicht nachweisbar. Für die Existenz jener paradoxen Krümmung der Pars sternalis beim Menschen soll das kontralaterale System maßgeblich sein. Dessen primärer Zweck jedoch ist seine verspannende Aufgabe.
5. Die schräg vom Herzen zur Leber aufsteigende Hohlvene besitzt eine eigene „Aufhängung“ und Fixation am Zwerchfellspiegel durch besondere Faserzüge, da sie — vor allem bei der Atmung, aber auch im Ruhezustand der tiefsten Expiration — auf Zug beansprucht wird. Besondere Gegebenheiten resultieren daraus für den Kreislauf.
6. Beim Menschen wurde ein dem Hohlvenenloch analoges, „linkes Venenforamen“ beschrieben, das im Bereich des Centrum tendineum liegen soll (embryonale Reminiscenz an ursprünglich paarig angelegte Körpervenen). Beim Hund ist — symmetrisch zum Forame venae cavae — auf der linken Seite am Übergange des ventralen Lappens in den dorsalen öfters eine bindegewebig verklebte Stelle im Fasersystem vorhanden, die den Verhältnissen beim Menschen entsprechen dürfte.
7. Im Zwerchfellspiegel des Hundes kommen accessorische Muskelbündel vor. Sie stellen muskulöse Teilstücke von Sehnenfaserbündeln bzw. Einstrahlungen normaler Costalmuskulatur dar

und haben wohl keine besondere funktionelle Aufgabe. Sie sind nicht etwa Überreste eines „auf einem gewissen Embryonalstadium völlig muskulösen Zwerchfells“ (Broman). Das Centrum tendineum entsteht primär, direkt aus dem Mesenchym, ohne vorherige Muskularisation.

Schrifttum

- Bachmann, W.: Pathologie und Therapie der Krankheiten von Hund und Katze. Ernst Reinhard-Verlag, München-Basel (1956). — Baum-Zietschmann: Anatomie des Hundes I. Verlag P. Parey, Berlin (1936). — Benninghoff, A.: Lehrbuch der Anatomie des Menschen I. Verlag Urban und Schwarzenberg, Berlin (1954). — Benz, A.: Die Eigenform des Zwerchfells des Dt. Schäferhundes und der Ziege. Vet. med. Dissertation, München (1937). — Bertelli, D.: Pieghe dei reni primitivi. Contributo alla morfologia ed alla sviluppo del diaframma. Memorie della Societa Toscana di scienze naturali residente in Pisa. Vol. XVI (1897) (im Orig. nicht erh.). Ricerche sulla morfologia del musculo diaframma nei mammiferi. Arch. per le scienze mediche XIX (1895). — Biermann, A.: Die Blutgefäßversorgung des Zwerchfells beim Schwein. Vet. med. Dissertation Hannover (1953). — Blair, D. M.: A Study of the Central Tendon of the Diaphragm. Journ. of Anatomy 57 (1923) 203–215. — Bongartz, G.: Struktur und Funktion der Vena cava caud. bei Rind, Schaf, Pferd, Schwein und Hund. Vet. med. Dissertation, München (1957). — Bonnet, R.: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Verlag P. Parey, Berlin (1929). — Bourguery: L'anatomie de l'homme. Tome II, Paris (1834). (zit. nach Blair). — Brand: Lehrbuch der Embryologie. Verlag S. Karger, Basel (1949). — Braus, H.: Anatomie des Menschen I. Springer-Verlag, Berlin (1954). — Broman, I.: 1. Erg. Anat. 20 (1911). 2. Grundriß der Entw. Gesch. des Menschen. Verlag I. F. Bergmann, München-Wiesbaden (1921). 3. Handbuch der vergl. Anat. der Wirbeltiere III. Verlag Urban und Schwarzenberg, Berlin (1937). — Dobberstein-Koch: Lehrb. der vergl. Anat. der Haussäuget. Verlag S. Hirzel, Leipzig (1953). — Ellenberger-Baum: Handbuch der vergl. Anat. der Haussäuget. Springer-Verlag, Berlin (1943). — Fischel, A.: Lehrb. von der Entw. des Menschen. Springer-Verlag, Berlin-Wien (1929). — Frank: Handb. der vergl. Anat. der Haustiere I. Verlag Schickhard und Ebner, Stuttgart (1892). — Franklin, K. I.: The Structure of the thoracic inferior vena cava in the Rabbit and in the Cat, and its functional significance. Journ. of Anat. London, 66, 76–79, 3 Fig. (1931). — Further Notes of the Arrangement of the Collagen Vibres of Veins, Together with Certain Other Observations on Veins and on the Venous Return. Journ. of Anat. London 66, 602–610, 2 Abb. (1931). — Gegenbaur, C.: Lehrb. der Anat. des Menschen (1899) (zit. nach Haberlah). — Gray, H.: Anatomy of the Human Body. Verlag Lea and Fefiger, Philad. (1944). — Grönroos, G.: Das Centrum tendineum und die respirat. Verschiebungen des Zwerchfells. Anat. Anz. 13 (1897) 536–553. — Gurlt: Handb. der vgl. Anat. der Haustiere. Verlag A. Hirschwald, Berlin (1860). — Haberlah, C.: Vgl. Untersu-

chungen über den Bau des Zwerchfells der Haussäugetiere. Vet. med. Diss., Leipzig [1911], 75 S. — Hafferl, A.: Lehrbuch der topograph. Anatomie. Springer-Verlag, Berlin (1953). — Hasselwander, A.: Über die Gestalt des Zwerchfells und die Lage des Herzens. Z. Anat. **114** (1949) 375. — Heinrich, R.: Die konstruktive Form des Zwerchfells im Hinblick auf die paradoxe Krümmung seiner Pars sternalis. Zeitsch. Anat. Entw. Gesch., **117**, 410–432 (1953). — v. d. Hellen, E.: Beitrag zur Anatomie des Zwerchfells: das Centrum tendineum. Z. Morph. Anthropol. **6** (1903) 151–181. — Henle, J.: Handb. der syst. Anat. des Menschen. Braunschweig (1871). — Körner, F.: Über die Muskularisierung des Zwerchfells. Z. Anat. **109** (1938) 282–292, 7 Abb. — Le Double: Traité des variations du système musculaire de l'homme (1897). (zit. nach Haberlah). — Leisering-Müller-Ellenberger: Handbuch der vgl. Anat. d. Haussäugetiere. Verlag A. Hirschwald, Berlin (1890). — Levi, S.: Rapporti di superficie tra Pars muscularis e Pars tendinea nello sviluppo del diaframma. Arch. ital. Anat. Embriol. **33** (1924) 920–930. — Ljubomudrov, A. P.: On the blood supply of the diaphragm in dog. Arch. Russ. Anat. Hist. Embr. **18** (1938) 214–219, 271–272, 3 Abb. (Im Orig. nicht erh.) — Ludwig und Schweigger-Seidel: Über das Centrum tendineum des Zwerchfells. Arbeit an der phys. Anstalt zu Leipzig 1866, 174–181, und Sitzungsbericht der math. phys. Klasse d. K. S. d. Wissenschaften, **18**. — Luschka, G.: Die Anatomie der Brust des Menschen. Tübingen (1863). — Martin, P.: Lehrbuch der Anat. der Haussäugetiere. Verlag Schickhard und Ebner, Stuttgart (1914). — Meckel: Handbuch der menschlichen Anatomie (1816) (zit. nach Haberlah). — Nickel-Schummer-Seifferle: Lehrbuch der Anatomie der Haustiere I. Verlag P. Parey, Berlin (1954). — Pancrazi, G.: La „Pars costalis“ del diaframma dei Mammiferi Atti Soc. Nat. Modena, **62** (1931) 69–80. — La „Pars lumbalis“ e il „Centrum tendineum“ del diaframma dei Mammiferi. Atti. Soc. Nat. Modena **62**, 135–153 (1931). — La „Pars sternalis“ del diaframma dei Mammiferi. Atti. Soc. Nat. Modena, Serie VI Vol. IX 45–47 (1930). — Pancrazi, G.: Intorno al „foramen venae cavae“ del diaframma dei Mammiferi. Atti. Soc. Nat. Modena, Serie VI, Vol. V–VI (LVII–LVIII), 191–192, (1927). — Petit, G. M.: Remarques sur la morphologie du centre phrenique des Mammifères. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Tome **168** 417–419, Paris 1919. — Pfuhl, W.: Zur Mechanik der Zwerchfellbewegung. Z. f. Konstitutionslehre XII, **12** (1926) 158. — Poirier, P.: Traité d'anatomie humaine, Tome II Paris (1896). — Rauper-Kopsch: Anatomie des Menschen. Arb. Gem. Medizin. Verlage, Georg Thieme, Leipzig (1947). — Reighard, I. und H. S. Jennings: The Anatomy of the Cat. New York (1929). — Sappey: Traité d'anatomie descriptive (1876). (zit. nach Haberlah). — Siegelbauer, F.: Lehrbuch der normalen Anatomie d. Menschen. Verlag Urban und Schwarzenberg, Wien (1947). — Sisson, S.: The Anatomy of the Domestic Animals. Verlag W. B. Saunders Company (1948). — Slijper, E. J.: Biologic-anatomical Investigations on the Bipetal Gait and Upright Posture in Mammals with Special Reference to a Little Goat, born without Forlegs. Nederl. Akademie van Wetenschappen, Proceedings Vol. XLV, Nos 3 und 4 (1942). — Sömmering, S.: Vom Baue des menschlichen Körpers (1791). — Spalteholz, W.: Handatlas und Lehrbuch der Anatomie

des Menschen I. Verlag S. Hirzel, Zürich-Stuttgart (1953). — Sussdorf: Lehrb. der vergl. Anat. der Haustiere I. Verlag Ferd. Enke, Stuttgart (1895). — Tenschert, H.: Zur Anatomie und Physiologie der Zwerchfellkuppel bei Hund und Katze. Vet. med. Diss., München (1952), 23 S. — Trautmann, A.: „Das Zwerchfell“ in W. Ellenberger. Handb. d. vgl. mikr. Anatomie der Haustiere III, 495–517 (1911). — Virno, V.: Sistema digastrici e centri virtuali di irradiazione muscolare nel diaframma umano (morfologia funzionale). Monit. Zool. Ital., Atti. Soc. Ital. Anat. Milano, **47**, Suppl., 251–255 (1937). — Walter, P.: Die Röntgenstereoskopie nach der Methode von Prof. Dr. A. Hasselwander in der Veterinäranatomie mit Untersuchungen an Herz und Zwerchfell des Hundes. Anat. Anz. **103** (1956) 38–56, 5 Abb. — Wenkebach, K. F.: Über pathologische Beziehungen zwischen Atmung und Kreislauf beim Menschen. Slg. klin. Vortr. **9** (1907) 131. — Zietschmann, O.: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der Haustiere. Verlag R. Schwetz, Berlin (1929). — Zietschmann-Krölling: Lehrb. der Entw. Gesch. der Haustiere. Verlag P. Parey, Berlin (1955). — Zimmerl, U.: Anatomia Topografica Veterinaria. Casa Edit. Dottor F. Volardi, Milano (1949).

Hartmut Krauss
München
Schwere Reiterstraße 9
Tieranatomisches Institut

Knochen-, Muskel- und Nervenbefunde bei einer rechtsseitigen Abrachie eines Hundewelpen unter Beachtung des entsprechenden Rückenmarkabschnittes¹

Von

G. Geiger²

Mit 6 Abbildungen und 4 Tabellen

(Eingegangen am 11. Juli 1957)

Mißbildungen an den Gliedmaßen neugeborener Tiere stellen einen nicht allzuselten wiederkehrenden Befund dar, dessen Interpretation die einschlägigen Fachwissenschaften immer wieder aufs neue beschäftigten. Im tiermedizinischen Schrifttum vermissen wir jedoch systematische Untersuchungen darüber, in welcher Weise sich entwicklungshemmende Kräfte auf die topographisch-anatomische Situation von mißgebildeten Körperteilen ausgewirkt haben. Auf diese Tatsache wies u. a. bereits Grau (1932) hin. Seine Beschreibungen von Mißbildungen eines Ziegenlammes und eines Fohlens legen deshalb insbesondere dar, „wie sich die Muskeln eines Extremitätenabschnittes beim Fehlen wichtiger Teile der knöchernen Grundlage, insbesondere beim Fehlen ihrer Ansatzpunkte, umgestalten und neue Insertionsmöglichkeiten suchen können“.

Diese Befunde zu ergänzen, bot sich Gelegenheit durch die Präparation eines etwa vier Monate alten Schäferhundbastards, welcher dem Institut durch die Medizinische Tierklinik der Fakultät, Vorstand Prof. Dr. Ullrich, dankenswerterweise überlassen wurde.

¹ Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

² Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. H. Grau verdanke ich Anregung und fördernden Rat zu dieser Arbeit. Für die Fertigung der untersuchten histologischen Präparate sowie für die Herstellung der verwandten Photogramme danke ich Herrn Dr. R. Walter.

Herrn Dr. A. Liebermann gebührt gleichfalls mein Dank für seine bewährte zeichnerische Betreuung.

An der rechten Vorderextremität des Welpen waren erhebliche Reduktionsvorgänge zu erkennen, über deren Umfang schon die Untersuchung des lebenden Tieres weitgehenden Aufschluß verschaffte. Palpatorisch ließ sich ein in seiner Gänze ausgebildetes Schulterblatt nachweisen, welches distal mit einem, jedoch nur noch mit seinem proximalen Ende vertretenen Oberarmknochen artikulierte. Versuche, das in einem extrem spitzen Winkel gebeugte Buggelenk zu strecken, schlugen fehl. Trotz dieser Mißbildung zeigte der Hund eine erstaunlich ungehinderte Fortbewegung, wobei zwar auffiel, daß die linke, vollständig ausgebildete Vordergliedmaße als ausschließliche Trägerin des Vorderkörpers unter dessen Schwerpunkt in der Körperlängsachse verlagert wurde.

Nach Tötung und Injektion des Tieres mit 5 Liter 10%igem Formol richteten sich nun unsere Untersuchungen auf folgende Gesichtspunkte:

- I. Allgemeine statische Veränderungen durch den Ausfall einer Vordergliedmaße.
- II. Abweichungen von Skelett und Muskulatur der mißgebildeten Extremität unter Berücksichtigung von Veränderungen bezüglich ihrer Insertionsverhältnisse. Besondere Beachtung fanden in diesem Zusammenhang die Nerven des Plexus brachialis der reduzierten Extremität.
- III. Befunde an den Rückenmarkssegmenten des Plexus brachialis, welche für die Innervation des rückgebildeten Gliedmaßenanteils zuständig sind.

I.

Wenn auch im vorliegenden Falle nur eine einseitige Mißbildung der Gliedmaße vorliegt, so genügt diese Abweichung dennoch, um weitgehende Veränderungen im Bereiche des gesamten Körperskeletts hervorzurufen. Zunächst finden sie sich an der von der Reduktion nicht betroffenen linken Vorderextremität. Hier muß sich die erhöhte Belastung sowohl auf das Gliedmaßenskelett als auch auf dessen Muskulatur in Form einer Hyperthrophie auswirken.

Die *Skapula* (vgl. Abb. 1), welche beim adulten Tier von Zietzschmann (1942) als verhältnismäßig lang und schmal (Basisbreite zur Länge 1:2) geschildert wird, zeigt hier eine erhebliche Verkürzung im Längendurchmesser. Leider kann durch die Jugend des Tieres

in diesem Falle kein sicheres Urteil über den Grad der Abweichung vom Normalen abgegeben werden. In gleicher Weise ist wohl auch das Collum des Schulterblattes, welches eine enorme Breite und Stärke aufweist, zu beurteilen. Im allgemeinen findet man den Schulterblatthals des Hundes deutlich abgesetzt, so daß die Incisura scapulae besonders stark ausgeprägt erscheint. In unserem Falle dagegen vollzieht sich ein langsamer Übergang von der Basis der Skapula zum Schulterblatthals, um dann in die erheblich vergrößerte Gelenksgrube überzugehen. Am Thorakalrande der Skapula befindet sich distal eine deutlich hervortretende konvexe Ansatzleiste für das Caput longum des M. triceps.



Abb. 1. Skelett der linken, nicht mißgebildeten Vordergliedmaße des beschriebenen Hundewelpen zur Demonstration der allgemeinen statischen Veränderungen, die im Zusammenhang mit der Reduktion der rechten Vorderextremität aufgetreten sind.

Der *Humerus* wirkt verhältnismäßig plump, zeigt aber sonst keine besonders hervortretenden Abweichungen in bezug auf Stärke und Gestalt.

Das *Unterarmskelett* überrascht dagegen durch die annähernd gleichstarke Ausbildung von Radius und Ulna. Vor allem zeigt sich der distale Teil des Ellbogenbeines in seinem Querdurchmesser wesentlich kräftiger ausgebildet als bei Vergleichstieren.

Die *Gliedmaßenspitze* bestätigt ebenfalls in ihrer Gesamtheit die Beobachtung einer distalwärts zunehmenden Verstärkung.

Die *Bemuskelung* an der linken Vorderextremität geht mit den am Skelett gefundenen Verhältnissen konform. So sind insbesondere die medial und kaudal am Unterarm gelegenen Muskeln durch die veränderten Belastungsverhältnisse hypertrophiert und ermöglichen durch diese Massenzunahme die zur Stütze des Vorderkörpers notwendige, ausgeprägte Pronationsstellung. Ihr entspricht auch die an der medialen Seite des Fußes verstärkt ausgebildete Polsterung der Ballen.

Außer der Vorderextremität wird insbesondere die Wirbelsäule in diese statisch notwendigen Veränderungen einbezogen. Wir finden hier im Bereiche der Hals-Brust-Krümmung und der ersten Brustwirbel eine Verbiegung um etwa 20° zur Seite der stützenden Gliedmaße hin. Auf diese Weise entsteht auf der rechten Seite eine nicht unerhebliche Konkavität, welche die rechtsgelegenen Rippen veranlaßt, sich im Bereiche ihres ventralen Überganges zum Rippenknorpel, am *Genu costae* also, besonders stark nach außen vorzuwölben. In diesem Verhalten ist eine Gleichgewichtskorrektur zu erkennen. Dennoch vollzieht sich der Ausgleich der Wirbelsäulenverbiegung erst allmählich und läßt sich bis in den Iliosakralbereich verfolgen. So ist beispielsweise der rechte Anteil der inneren Lendenmuskulatur kräftiger und länger als die gleiche Muskelgruppe links.

Eine weitere Folge ist eine allgemeine Asymmetrie der Brust- und Bauchhöhle, wobei der rechte Anteil eine geringgradige Volumenvergrößerung aufweist. Diese bewirkt eine stärkere Ausbildung der rechtsseitigen Lappen von Lunge und Leber.

II.

Das *Skelett* des Extremitätenstumpfes der rechten Seite besteht aus einer vollständig ausgebildeten Skapula und der proximalen Epiphyse des Humerus.

Die *Skapula* entspricht in ihrer Basisbreite sowie in ihrer Länge durchaus dem Schulterblatt der linken Vorderextremität. Ein deutlicher Unterschied zeigt sich jedoch in der Ausbildung des Collum scapulae. Während nämlich letzteres auf der linken Seite als über die Norm stark geschildert wurde (vgl. Abb. 2), ist es im Gegensatz dazu rechts auf etwa die Hälfte des Umfanges der voll ausgebildeten

Gliedmaße verringert. Seine Gelenkfläche zeigt jedoch eine gut ausgebildete Cavitas glenoidalis, an welcher auch ein *Tuber scapulae* nebst *Processus coracoideus* vorhanden ist. Eine *Tuberositas infraglenoidalis* am kaudalen Pfannenrand ist nicht zu erkennen. Im ganzen gesehen wirkt die Skapula des Extremitätenstummels trotz ihrer etwa gleichen Größe infolge der geringeren Dicke des Basisanteiles und des verminderten Umfanges ihres *Collum*, das an seinem kranialen Rande eine deutliche *Incisura scapulae* besitzt, bedeutend zierlicher.

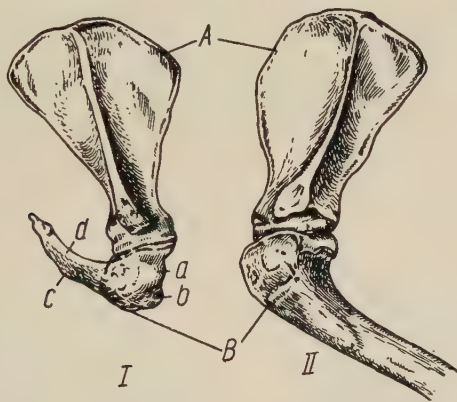


Abb. 2. Skelett der mißgebildeten rechten Vorderextremität I im Vergleich zum Schulterblatt und Oberarmknochen der linken Schultergliedmaße II.

A: Scapula. B: Humerus. a: Caput humeri. b: Tuberculum maius. c: Crista humeri, distal in die knopfförmige Endigung des Extremitätenstumpfes übergehend. d: kaudale Incisur am spangenartigen Humerusrudiment. Letztere wird ausgefüllt durch ein Bindegewebs-Fettpolster, in welches ein quergestreifter Muskelzug (*M. brachialis*) eingelagert ist. Der geschlossene Fettkörper, welcher die Incisur ausfüllt, wird als *M. triceps brachii* gedeutet.

Vom *Humerus* (Abb. 2), dessen vorhandenes proximales Endstück ein *Caput humeri* mit wenig ausgeprägtem *Collum* besitzt, ist nur noch eine kranio-laterale Muskelansatzfläche erhalten geblieben. Als 7 cm langes Knochenrudiment läßt er noch die vom *Caput* aus erfolgende spiralige Anfangswindung erkennen, die sich nach distal unter ständiger, kaudal gerichteter Abbiegung spitz zulaufend verjüngt. Sein äußerstes Ende ist knopfförmig verstärkt. Kranio-lateral vom *Caput humeri* erkennt man das kammförmige, gut abgesetzte *Tuberculum maius* mit seiner lateral gelegenen Ansatzfläche für die Sehne des *M. infra spinam*. In der scharfkantigen, kranial konvexen Kontur des Humerusstumpfes ist die *Crista tuber-*

culi maioris zu erkennen. Kaudolateral von ihr befindet sich die Tuberositas deltoidea. Die proximal von ihr gelegene Linea anconaea bleibt dagegen ebenso wie die normalerweise deutlich hervortretende Insertionsstelle des *M. teres minor* nur angedeutet. Der mediale Anteil des Humerusrudiments ist schwach ausgebildet. Dies gilt insbesondere für das Tuberculum minus. Ähnlich wie bei der von Grau beschriebenen Abrachie beim Fohlen, ist auch hier der distale Stumpf des Humerus mit einem starken Faserknorpelüberzug versehen, der aus dem Periost hervorgeht.

Die *Muskulatur* des Extremitätenstumpfes kann sich nur in dem Umfang entwickeln, als es die vorhandene Skelettgrundlage zuläßt. Wie jedoch aus dem vorangestellten Zitat von Grau zu ersehen ist, wird auch mit der Möglichkeit veränderter Insertionen zu rechnen sein, wenn durch die Rückbildung distaler Teile des Extremitätenskeletts eine Neuorientierung des Muskelansatzes notwendig wird. Jedenfalls ist deshalb die Identifizierung der vorhandenen Muskeln allein mit Hilfe ihrer Knochenpunkte durchaus nicht immer auf Anhieb möglich. Endgültigen Aufschluß über die genaue Einordnung solcher schwer zu bestimmenden Muskeln erhält man erst durch das Studium ihrer Innervation.

Die Gliedmaßenmuskeln am Extremitätenstumpf

Soweit es sich hier um Muskeln handelt, welche am Schulterblatt entspringen, um an der noch vorhandenen proximalen Humerusepiphyse anzusetzen, finden sich keine Abweichungen von der Norm. So weisen die Muskeln lateral am Schulterblatt, die *Mm. supra- und infraspinam* sowie medial am Schulterblatt der *M. subscapularis* ihren gewohnten Ursprung, Verlauf und Ansatz auf (vgl. Abb. 3). Allerdings läßt sich ein *M. teres minor* nicht darstellen. Er wird möglicherweise durch einige spärliche Fasern repräsentiert, welche kaudal im Schultergelenkswinkel dem straffen, das *Caput longum tricipitis* ersetzenden Bindegewebsstrang anliegen.

Der *M. deltoideus* ist dagegen mit seinen beiden Portionen, der starken *Pars acromialis* (Abb. 4 a') und der platten *Pars scapularis* (Abb. 4 a) der Norm entsprechend ausgebildet. Die Insertion der beiden Muskelanteile erfolgt auch in der üblichen Weise an der Tuberositas deltoidea wenig über dem distalen Ende des Humerusrudiments.

Auch die *Muskeln medial am Schulterblatt* haben keine Beeinträchtigung in ihrer Entwicklung erfahren (vgl. Abb. 3).

Der *M. subscapularis* zeigt das bekannte Bild eines durch mehrfache Sehnenfalten in eine Reihe von Fiederteile zerlegten Muskels. Er füllt die Fossa subscapularis aus und endet mit seiner starken Sehne medial am Gelenk verlaufend an diesem selbst sowie an dem schwachen Tuberculum minus humeri. An seinem kaudodorsalen Rande folgt der *M. teres maior*, welcher durch seine besondere Stärke auffällt. Die Hauptmasse dieses Muskels entspringt an der proximalen Hälfte des margo thoracalis scapulae. Da eine Crista tuberculi minoris an dem spangenartigen distalen Ende des Humerusrudimentes nicht ausgebildet ist, erfolgt ihr Ansatz an der schon erwähnten Bindegewebs- und Faserknorpelhülle, welche das untere Ende des Oberarmknochenstumpfes scheidenartig umschließt. Vom

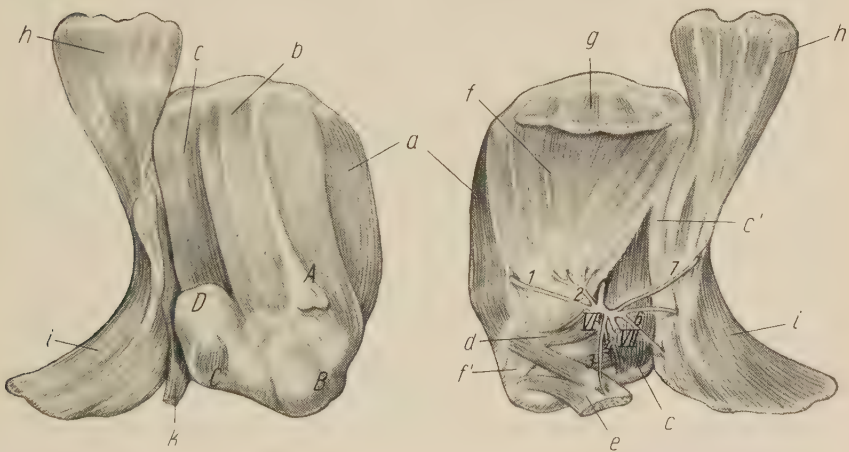


Abb. 3a und b. Muskeln und Nerven lateral (3a) und medial (3b) am Schulterblatt und Humerusrudiment der rechten Schultergliedmaße.

A: Spina scapulae mit Acromion. B: Proximale Epiphyse des Humerus. — Tuberculum minus. C: Tuberositas deltoidea am distalen Ende der Crista tuberculi maioris. D: Mit Fettgewebe (reduzierter *M. triceps*) durchsetzte Bindegewebskapsel um den distalen Endstumpf der rudimentären Humerusdiaphyse. —

a: *M. supraspinatus*. b: *M. infraspinatus*. c: *M. teres maior*. d: *M. coracobrachialis*. e: Rudimente des *M. pectoralis superficialis*. f: *M. subscapularis* mit Endsehne (f'). g: *M. serratus ventralis*. h: *M. latissimus dorsi*. i: *M. pectoralis profundus*. k: *M. tensor fasciae antebrachii*. (hypothetisch, da eine entsprechende Innervation durch den N. radialis präparatorisch nicht nachweisbar ist). —

VI und VII: Spinalnerven. 1: N. suprascapularis. 2: N. subscapularis. 3: N. pectoralis cranialis I (gemeinsamer Ast mit 4). 4: N. musculocutaneus. Ast zu den, dem *M. brachialis* zuzurechnenden Muskelfasern. 5: N. axillaris. 6: Nn. pectorales craniales II. 7: N. thoracodorsalis der Nn. pectorales profundi.

Rückenwinkel des Schulterblattes zieht ein weiteres, schwächtiges Bündel des Muskels ventralwärts und wird in die aponeurotische Vereinigung des *M. latissimus dorsi* mit dem *m. pectoralis profundus* einbezogen (vgl. Abb. 3 c').

Die *Oberarmmuskeln* müssen, soweit vorhanden, im Gegensatz zu den Muskeln am Schulterblatt sehr stark von der Norm abweichen, entsprechend der hier beobachteten Rückbildungsvorgänge des Skeletts.

Von den Muskeln kranial am Oberarm findet sich deutlich nur ein als *M. coracobrachialis* (Abb. 3 d) anzusprechender Faserzug. Er kommt von der Gegend des rudimentären *Processus coracobrachialis* her und zieht über die Sehne des *M. subscapularis* zur kaudomedialen Seite des konkav sich ausbuchtenden Humerusrudiments. Seine Insertion befindet sich unter der des *M. teres maior*. Er verschmilzt in dieser Gegend mit dem mächtigen Bindegewebs-Fettpolster, welches die Ausbuchtung des spangenartig gekrümmten Humerusstumpfes distal ausfüllt.

In diesem Polster liegen unter einer, von der tiefen Faszie sich fortsetzenden Hülle weitere quergestreifte Muskelfasern. Sie wenden sich von der kaudalen Seite des Oberarmrestes nach distal und lateral und lassen den Ansatz zu einer spiraligen Drehung um die sich zuspitzende Humerusspange erkennen. Seiner Lage nach müßte dieses, bis zu einem Umfange von etwa 1 cm anschwellende rundliche Muskelbündel, dem proximalen Anteil des *M. brachialis* entsprechen. Seine Innervation aus einem eigenen, als *Ramus muscularis dist.* des *N. musculocutaneus* anzusprechenden feinen Nervenzweig (Abb. 3, 4) scheint diese Auffassung zu bestätigen.

Für den *M. biceps* dagegen konnte keine Repräsentation gefunden werden.

Die *kaudalen Oberarmmuskeln* (*M. triceps brachii*) sind schon durch ihren Ansatz am *Tuber olecrani*, an einem Skelettanteil des Unterarms, also zur Involution verurteilt. Dies gilt selbst für seinen am weitesten proximal entspringenden Kopf, dem *Caput longum tricipitis*. An Stelle dieser, über zwei Gelenke hinwegziehenden Muskelportion entspringt im kaudodistalen Winkel des Schulterblattes ein starker, mit Fettgewebe durchsetzter Bindegewebsstrang, welcher den Winkel zwischen Schulter und Oberarm ausfüllt, um alsbald in die schon mehrfach erwähnte Bindegewebschülle

am kaudomedialen, konkaven Rande des Humerusrestes einzustrahlen.

Die Umwandlung der Muskelmasse des Triceps in Fettgewebe entspricht den von Marciniak (1935) beobachteten Veränderungen an Vordergliedmaßenmuskeln bei einer Peromelie eines neugeborenen Menschen.

Die Stammgliedmaßenmuskeln

Die Muskulatur zwischen Gliedmaßen und Rumpf ist im unterschiedlichen Maße von den Involutionsvorgängen des Extremitätenskeletts betroffen. Normal ausgebildet sind die dorsalen Gliedmaßenrumpfmuskeln, der M. rhomboideus und der M. trapezius (vgl. Abb. 4). Das gleiche gilt für den an der Spina scapulae entspringenden M. omotransversarius. Auch der M. serratus ventralis behält in der Facies serrata der Scapula seine normale Ursprungsfläche, so daß bei diesem Muskel ebenfalls einer kompletten Ausbildung nichts im Wege steht. Wohl ist, namentlich bei seiner Brustportion, im Vergleich mit dem Muskel der anderen Seite, eine gewisse Hypotrophie zu bemerken, welche auf funktionelle Ursachen zurückgeführt werden dürfte.

Für die Pars cleidobrachialis des M. brachiocephalicus findet sich die Endigung an der proximalen Humerus-epiphyse, an der erhalten gebliebenen Crista tuberculi maioris, ventromedial vom Ansatz des M. deltoideus (Abb. 4 d').

Die Brustmuskeln

Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Stammgliedmaßenmuskeln weichen die Brustmuskeln erheblich von der Norm ab. Dies ist vor allem der durch Anpassung an die veränderten statischen Verhältnisse entstandenen Asymmetrie des Sternum und des Rippenkorbes zuzuschreiben. Die Brustmuskeln weisen nämlich an der linken Extremitätenseite eine beträchtliche Hypertrophie auf, während sie rechts einer sehr weitgehenden Involution anheimfallen (vgl. Abb. 4 e, e'; f, f'). Letztere geht so weit, daß zu ihrer genauen Bestimmung wiederum die Präparation ihrer Nerven als Hilfsmittel herangezogen werden muß. Der M. pectoralis superficialis (Abb. 4 e) wird dargestellt durch mehrere, nur spärlich entwickelte Muskelzüge, die mit Hilfe einer Bindegewebsaponeurose an dem rechts nach medial verstärkt aufgebogenen Kranialteil des Sternum ihren Ursprung nehmen. Sie bilden im wesentlichen zwei

Hauptzacken, die unter den Ansatz der Pars cleidobrachialis treten. Ihre Insertion findet sich am kraniomedialen Rande des Buggelenkes bzw. mit einer distalen Sehne am proximalen Anfangsteil der Crista tuberculi maioris. Diese beiden Muskelzacken als Anteile des *M. pectoralis superficialis* anzusprechen, erlaubt jedoch erst der Nachweis eines feinen *N. thoracalis I*, welcher im Einklang mit der Darstellung von Reimers (1925) aus einem gemeinsamen Ast mit dem *Ramus muscularis proximalis* des *N. musculocutaneus* hervorgeht. Letzterer wurde seinerseits im Zusammenhang mit der Innervation des Brachialisanteils erwähnt (vgl. Abb. 3, 4).



Abb. 4. Verhalten der Stamm-Gliedmaßenmuskeln an der rechten Körperseite.

a: *M. deltoideus*; pars scapularis. *a'*: seine pars acromialis. *b*: *M. infraspinatus*. *c*: *M. teres maior*. *d*: *M. cleidocephalicus*. *d'*: seine pars cleidobrachialis. *e*: rechtsseitige rudimentäre Anteile des *M. pectoralis superficialis*. *e'*: *M. pectoralis superficialis sinister*. *f*: *M. pectoralis profundus dexter* (reduziert und nach dorsal verschoben). *f'*: *M. pectoralis profundus sinister*. *g*: *M. serratus ventralis*, pars thoracis. *h*: *M. latissimus dorsi*. *i*: *M. trapezius*, pars thoracis. *i'*: seine pars cervicis. *k*: *M. omotransversarius*. *l*: *M. rectus abdominis*. *m*: *M. obliquus abdominis ext.*

Der *M. pectoralis profundus* ist ebenfalls erheblich reduziert. Sein Verlauf an der Unterbrust erhält mit den Rückbildungsvorgängen am Oberarm und den dadurch hervorgerufenen Veränderungen im rechten Thoracalbereich eine nach kraniodorsal aufsteigende Rich-

tung (vgl. Abb. 4f). Er bezieht auch nicht, wie es den normalen Verhältnissen entsprechen würde, den kaudalen Teil des Sternums mit in seinen Ursprung ein. Ferner läßt er eine Pars abdominalis völlig vermissen. Auf diese Weise entsteht zwischen dem Kaudalrand des Muskels und dem kranialen Ursprung des *M. rectus abdominis* ein durch die Blätter der tiefen Faszie überbrückter muskelfreier Zwischenraum (vgl. Abb. 4c).

Da die eigentlichen Insertionen verlorengegangen sind, vollzieht sich nun die Muskelendigung kranial in Form einer aponeurotischen Endigung in der starken bindegewebigen Ursprungsplatte des *M. pectoralis superficialis* am ventralen Rande der Humerusspange, dorsal verschmilzt er mit dem *M. latissimus dorsi*.

Der *M. latissimus dorsi* ist gegenüber seinem linksseitigen Partner schwächer ausgebildet. Seine kranial unter dem *M. trapezius* hervorkommenden Randpartien (Zietzschmann 1925) verschmelzen aponeurotisch mit dem ausgebildeten Anteil des *M. pectoralis profundus*. Dort, wo er an den Rückenwinkel der Scapula angrenzt, gesellt sich ihm der hier entspringende, dünne, bandartige Anteil des *M. teres maior* zu, um an der mit dem *M. pectoralis profundus* gemeinsamen Aponeurose ventral und medial des Oberarmstumpfes anzusetzen. Diese Insertion, die wiederum in die medial des Humerusrudimentes ausgebildete Bindegewebsverstärkung übergeht, müßte normalerweise dem Ansatz des *M. latissimus dorsi* an der Oberarmfaszie bzw. der *Crista tuberculi minoris* entsprechen. An der lateralen Fläche des *M. latissimus dorsi* befindet sich ein platter, dünner Muskelstrang (Abb. 3k), welcher am Übergang vom proximalen zum mittleren Drittel des Schulterblattrandes aus einer Bindegewebsverstärkung hervorgeht. Nach einem Verlauf lateral am *M. pectoralis profundus* und kaudal am *M. teres maior* zieht er an dem dorsal abgewinkelten Humerusrudiment vorbei, wo er in die gemeinsame Aponeurose der Brustmuskeln einstrahlt. Ob dieser Muskel als Repräsentant des *M. tensor fasciae antebrachii* angesehen werden kann, bleibt offen. Zwar würde er diesem seiner Lage nach entsprechen, doch findet sich innervatorisch für diese Annahme kein Hinweis.

Die Nervenversorgung der reduzierten Extremität

Die dargestellten Veränderungen müssen sich, wie schon zum Teil bei der Besprechung der Muskulatur erwähnt wurde, vor allem auf die Ausbildung des Plexus brachialis auswirken. Nach Reimers

setzt sich das Armgeflecht beim Hunde aus den ventralen Ästen der letzten drei Halsnerven und den beiden ersten Brustnerven zusammen, wobei der ventrale Ast des 8. Halsnerven am stärksten ausgebildet ist. Durch den 1. Thorakalnerven erhält er im wesentlichen die peripher verlaufenden Fasern, welche als N. radialis, N. medianus und N. ulnaris die motorische und sensible Innervation von Arm und Unterarm übernehmen. Diese Nerven müßten jedoch dem hier dargestellten Grad der Rückbildung entsprechend ebenfalls erheblich betroffen sein. So gelang es bei der Präparation des Plexus brachialis nur die ventralen Äste des 6. und 7. Halsnerven herauszustellen. Aus ersterem (C VI) ließ sich ein in kranialer Richtung abzweigender N. suprascapularis eliminieren (Abb. 3, 1). Dieser tritt, in normaler Stärke, oberhalb des kranialen Randes des Schultergelenks zwischen M. suprascapularis und M. subscapularis auf die laterale Seite an die MM. supra- und infrapinam heran. Ein Faserzug aus C VII konnte im Gegensatz zu Reimers nicht dargestellt werden.

Der N. subscapularis geht nur als einfach angelegter Nerv aus dem Plexus hervor (Abb. 3, 2). Seinen Fiederteilen entsprechend, zweigt er sich in vier Äste auf:

Der N. axillaris (Abb. 3, 5), welcher am rechten Extremitätenstumpf am stärksten ausgebildet ist, erhält seine Fasern größtenteils aus C VII, scheint jedoch auch Anteile aus C VI zu bekommen. Er zieht am kaudodistalen Rande der Scapula zwischen M. subscapularis und dem M. teres maior zu den von der Involution nicht betroffenen Beugern des Schultergelenks.

Als Anteil des N. musculocutaneus (Abb. 3b, 4) kann nur ein dünner Nervenstrang angesprochen werden, welcher aus dem 6. und 7. Cervicalnerven kommt und einen gemeinsamen Ursprung mit dem N. thoracalis I besitzt. Beide Nerven verlaufen, wie ja auch Reimers darstellt, anfänglich gemeinsam. Er läßt sich bis in den kaudolateral am Humerusrudiment gelegenen Anteil des M. brachialis, welcher von dem, zu einem bindegewebig umhüllten Fettkörper involvierten M. triceps brachii umschlossen wird, verfolgen. Der sich kranial abspaltende N. pectoralis cran. I (Abb. 3, 3) zieht zu den beiden Restzacken des M. pectoralis superficialis. Die Einstrahlung von C VIII und TH I in den Plexus brachialis konnte trotz Anwendung größter Vorsicht bei der Präparation nicht nachgewiesen werden. Diese Feststellung mag die zumindestens

periphere Aplasie der aus diesen Segmenten stammenden Gliedmaßenerven, der Nn. radialis, medianus und ulnaris, erklären. Nach Reimers wäre zwar zu erwarten, daß sowohl der N. radialis als auch der N. medianus jeweils Faserzug aus C VII erhalten, jedoch scheinen im vorliegenden Falle entsprechende Fasern nicht ausgebildet zu sein. Immerhin ist, wie bereits erwähnt, ein als M. tensor fasciae antebrachii anzusprechender Muskelzug an der lateralen Seite vorhanden, und somit ist wohl auch eine mehr zum Foramen intervertebrale hin gelegene Repräsentation des N. radialis bzw. des 8. Cervicalnerven zu erwarten, welche jedoch präparatorisch nicht darzustellen war.

Die *Brustnerven* sind, soweit sie ausschließlich von C VII abstammen, gut zu erkennen. Der den Nn. pectorales caudales zuzurechnende N. thoracicus longus, welcher die thorakale Portion des M. serratus ventralis versorgt, verläßt C VII bereits proximal an dessen Austrittsstelle am Foramen intervertebrale.

Ein dorsal zum M. latissimus dorsi aufsteigender Nerv entspricht dem N. thoracodorsalis (Abb. 3, 7). Letzterer wäre nach Reimers als Produkt von C VII und VIII anzusprechen, ist jedoch an Hand der Abbildung als direkte Fortsetzung des VII. Zervikalnerven erkennbar. Es scheint nicht ausgeschlossen, daß diesem Nerven sogar Fasern aus C VI beigemischt sind, welche aus der, beide Segmentalnerven verbindenden Faserbrücke einstrahlen. Dieser Verbindungsstrang setzt sich in kaudaler Richtung fort, um als Ursprungsast von zwei weiteren, zum tiefen Brustmuskel abzweigenden Nerven zu dienen (Abb. 3, 6). Sein Verhalten entspricht dem N. pectoralis cranialis II, welcher jedoch nach Reimers meistens aus C VIII hervorgeht und nur mitunter einen Verbindungsast aus C VII erhält.

Offensichtlich fehlen die restlichen, vorwiegend aus C VIII und Th 1 hervorkommenden, bisher nicht genannten Nn. pectorales caudales, die Nn. thoracoventralis und thoracolateralis. Es ist anzunehmen, daß sie in ihrem Versorgungsgebiet kaudal vom Thorakalrand der Scapula durch Zweige der lateralen Äste der Nn. intercostales I und II ersetzt werden.

III.

Die im vorhergehenden Abschnitt geschilderten Rückbildungserscheinungen an den Gliedmaßenmuskeln und den sie versorgen-

den Nerven lassen erwarten, daß sich auch an den Rückenmarksegmenten, deren Kerngebiete die Nerven des Plexus brachialis entstammen, Veränderungen im gleichen Sinne auswirken müßten.

Schon der makroskopische Eindruck des exentrierten Rückenmarkanteils, welcher die Intumescentia cervicalis in sich einschloß, zeigte eine Asymmetrie, die durch einen geringeren Umfang der

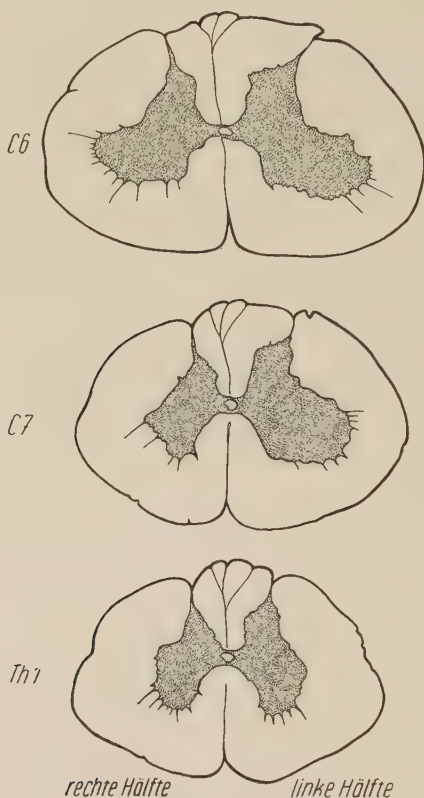


Abb. 5. Querschnitte durch die Halsbrustanschwellung (Intumescentia cervicalis).
5a: 6. Halssegment, b: 7. Halssegment, c: 1. Brustsegment.

rechten Hälfte in Erscheinung trat. Die in diesem Bereich austretenden Nervenwurzeln fallen gegenüber den Spinalnerven der anderen Hälfte sowohl durch eine Verminderung ihrer Anzahl als auch ihres Kalibers auf. Das Ausmaß der Veränderungen in der rechten Rückenmarkshälfte ließ sich jedoch erst auf Grund histologischer Querschnitte (8 my) feststellen. Sie wurden im Bereich

zwischen dem 5. Cervical- und dem 3. Brustwirbel angefertigt. Die vorausgegangene Injektion des Hundes mit Formalin schloß weitere Fixationsmöglichkeiten aus und veranlaßte uns zur Färbung der Schnitte mit Methylenblau. Ihre Auswertung lokalisierte den Veränderungsbereich auf C 6, C 7 und Th 1, also auf die eigentlichen Segmente des Plexus brachialis am 6. und 7. Halswirbel bzw. 1. Brustwirbel. Von drei besonders typischen Schnitten wurden linear vergrößerte Photogramme hergestellt und diese auf Millimeterpapier übertragen. Die maßstabgerechte Umzeichnung der Photogramme der in den entsprechenden Wirbelbereichen dargestellten Verhältnisse gibt Abb. 5 wieder. Auf diese Weise konnten quantitative Unterschiede zwischen rechter und linker Rückenmarkshälfte durch Auszählung ermittelt werden. Der besseren Übersicht halber wurden die erhaltenen Werte im Verhältnis 1:100 wiedergegeben. Hierdurch entstand eine Darstellung der gefundenen Größenordnungen in einfachster Form, welche die anschließende morphologische Betrachtung der betreffenden Rückenmarksschnitte ergänzen sollten. Selbstverständlich ließen sich bei dieser vereinfachten Auszählung Fehlerquellen nicht vollständig ausschließen, jedoch beeinflussten sie das Gesamtergebnis allein schon durch die Umrechnung nur wenig.

Zunächst erfolgte eine Gegenüberstellung der linken und rechten Hälfte des Rückenmarks von C 6, C 7 und Th 1. Bei den in Tabelle 1 errechneten Werten gelangt die makroskopisch festgestellte Asymmetrie deutlich zum Ausdruck:

Tabelle 1

Segment	rechte Hälfte	linke Hälfte
C 6	45,28	54,72
C 7	47,05	53,93
Th 1	49,48	50,52

C 6 weist dabei die größte Differenz zwischen beiden Hälften auf. Diese ist auch noch im 7. Halssegment in einem erheblichen Maße vorhanden. Erst beim Übergang zum Brustmark beginnen sich bei Th 1 rechte und linke Hälfte in ihren Flächenwerten auszugleichen.

Beim Vergleich der Auszählungswerte der Substantia alba dieser Segmente verschob sich das Resultat in der folgenden Weise:

Tabelle 2

Segment	rechte Hälfte	linke Hälfte
C 6	46,02	53,98
C 7	49,52	50,48
Th 1	49,39	50,61

Die am stärksten ausgeprägte Differenz ist also auch hier im 6. Halssegment anzutreffen. Dagegen finden wir in C 7 eine auf den ersten Eindruck unerwartete Annäherung der Ergebnisse. Die Werte der rechten Hälfte dieses Segmentes bleiben nur um einen geringen Anteil hinter denen der linken Hälfte zurück. Dieser Befund kann jedoch nur im Zusammenhang mit den Vergleichsergebnissen der grauen Substanz des gleichen Segments sowie durch die Gegenüberstellung von grauer und weißer Substanz erklärt werden.

Man darf dabei nicht vergessen, daß bestimmte, aus anderen Rückenmarkabschnitten stammende und daher auch nicht reduzierte Nervenbahnen als auf- bzw. absteigende Stränge die weiße Substanz des 7. Zervikalsegments durchziehen.

Im ersten Abschnitt des Brustmarks entfernen sich die Ergebnisse der Auszählung wiederum nur wenig voneinander. Das Verhalten der grauen Substanz fügt sich ergänzend in die Resultate der bisherigen Tabellen ein.

Tabelle 3

Segment	rechte Hälfte	linke Hälfte
C 6	43,99	56,01
C 7	35,29	65,71
Th 1	49,45	50,55

Der graue Markanteil erreicht nämlich hier ein beträchtliches Minimum. Schon bei C 6 ist eine starke Differenz ausgebildet, die besagt, daß von diesem Segment an im zunehmenden Maße fortschreitend eine Einbuße an grauer Substanz gegeben sein muß, welche dann bei C 7 ihren Höhepunkt findet. Den Wurzelbereichen dieser Gegend entstammen die Nn. radialis, medianus und ulnaris, deren Obliteration wir bei der Besprechung der Gliedmaßeninnervation festgestellt haben. In Th 1 differiert die rechte und linke

Hälfte nur noch um etwa 1%. Der Ausgleich innerhalb der grauen Substanz vollzieht sich hier ebenso rasch wie bei der Substantia alba.

Eine Zusammenstellung der prozentualen Relationen zwischen grauer und weißer Substanz innerhalb der Hälften der untersuchten Segmente bestätigt noch einmal die in den ersten drei Tabellen dargestellten Befunde.

Tabelle 4

Segment	rechte Hälfte		linke Hälfte	
	graue Substanz	weiße Substanz	graue Substanz	weiße Substanz
C 6	22,0	78,0	23,5	76,5
C 7	16,5	83,5	26,9	73,1
Th 1	23,2	76,8	23,4	76,6

Bei einem Gesamtüberblick über die linke, nicht reduzierte Hälfte des untersuchten Rückenmarks stehen sämtliche Auszählungsergebnisse untereinander in einem harmonischen Verhältnis. Bei C 6 liegt der graue Markanteil bei 23,5% der Gesamtfläche. Er beträgt dann bei C 7 etwas mehr als ein Viertel derselben und kehrt bei Th 1 mit 23,4% in etwa zur alten Relation zurück. Das Verhalten der von der Reduktion betroffenen rechten Seite spiegelt im Bereich der grauen Substanz die erhebliche, schon makroskopisch erkennbare Asymmetrie wider.

Verglichen mit der linken Hälfte, kann nur bei Th 1 eine gewisse Angleichungstendenz der Werte bemerkt werden. Zwar ist, wie Tabelle 2 zeigt, die weiße Substanz der rechten Seite vor allem in C 6 ebenfalls in ihrer absoluten Masse gegenüber links vermindert, was jedoch für C 7 kaum noch zutrifft. Um so mehr muß wiederum die relative Mengenzunahme hervorgehoben werden, die laut Tabelle 4 schon bei C 6 beginnt und bei C 7 ganz eindeutig in Erscheinung tritt. Wenn man jedoch berücksichtigt, daß die graue Substanz der linken Hälfte des 7. Halssegments sogar eine Zunahme erfährt, bei gleichzeitiger geringgradiger relativer Abnahme der Masse der Substantia alba, besteht die Annahme zu Recht, daß mit der Verminderung der grauen Substanz der rechten Hälfte eine bedeutende relative „Zunahme“ der weißen Substanz einhergeht. Sie erklärt sich in Wirklichkeit, wie bereits erwähnt, durch die ungemindert den Reduktionsbereich durchziehenden Rückenmarksbahnen der weißen Substanz.

Diese Übersicht wird noch ergänzt durch einige bemerkenswerte Veränderungen im Feinbau dieser Segmente. Zwar kann bei ihrer

Besprechung leider nicht auf entsprechendes Erfahrungsgut in der Literatur zurückgegriffen werden, da beim Hund genaue allgemeine Angaben über den Verlauf der Rückenmarkbahnen und die Anordnung der Kerngebiete in der grauen Substanz fehlen. Überdies sind Untersuchungen über das Z.N.S. bei Gliedmaßenmißbildungen in der Fachliteratur kaum anzutreffen. Deshalb ist eine Arbeit von Nordmann und Lindemann (1940), welche über Befunde in der *Intumescencia cervicalis* bei einer Tetraparomelie eines fünfjährigen Knaben berichten, von grundlegender Bedeutung. Ausgehend von der bisher noch immer unentschiedenen, hier nur am Rande gestreiften Frage, ob Gliedmaßenmißbildungen ab origine genetisch bedingt oder durch spätere, intrauterine Abschnürungen zu erklären sind, sprechen sich die beiden Autoren in dem bearbeiteten Sonderfall ausschließlich für die erste Ursache aus. Sie argumentieren sehr einleuchtend, daß die Ausbildung der Extremitäten nicht zuletzt deshalb verhindert worden wäre, „weil für ihre nervöse Versorgung, der sie bei ihrer Entwicklung nicht entraten können, die anatomischen Grundlagen fehlen“. Die Verfasser stellten weiterhin fest, daß die Abweichungen im Zentralnervensystem den anatomischen Veränderungen entsprächen, so daß eine „nachträgliche Verstümmelung normal angelegter Extremitäten“ — im Sinne einer amniogenen Amputation durch „Simonardsche Bänder“ — fragwürdig erscheint. Es werden folgende Befunde im Rückenmark angegeben: Auffallende Spärlichkeit der austretenden Nervenwurzeln bei verminderter Entwicklung der Vorderhörner und ihrer Ganglienzellen. Letztere zeichnen sich vor allem durch eine bemerkenswert aufgelockerte Art der Anordnung und zahlenmäßige Verminderung an bestimmten Stellen aus. Sie entsprechen dem Ausfall bestimmter Nerven. Werthermann (1952) kommentiert diese Ergebnisse durch die Hinzufügung, daß die Nichterwähnung von Degenerationen der Glia- und Ganglienzellen als weiterer Beweis für die Auffassung der genannten Autoren gelten könnte. Er vermag jedoch in Anlehnung an die Einteilung der Peromeliegenese nach Gruber (1937) amniogene Abschnürungen als Ursache einseitiger Peromelie nicht ganz auszuschließen. In der Tiermedizin liegen Untersuchungen des Z.N.S. von Tieren mit Extremitätenmißbildungen bisher noch nicht vor.

Auch bei dem hier vorgestellten Hundewelpen stellen die bereits wiedergegebenen quantitativen Veränderungen des Rückenmarks nur den äußeren Ausdruck von Obliterationsvorgängen dar, welche

sich notwendigerweise auch auf den Feinbau der betroffenen Segmente ausgewirkt haben. Wir beschränken uns bei ihrer Beschreibung wiederum auf die vorliegenden, den beigefügten Photogrammumzeichnungen (Abb. 5) entsprechenden Schnitte von C 6, C 7 und Th 1.

Im 6. Halssegment ist von der insgesamt reduzierten Substantia alba der rechten Hälfte besonders der Fasciculus lateralis (cuneatus) des Dorsalstranges vermindert. Jedoch auch im lateralen und ventralen Seitenstrang ist eine Reduktion der Marksubstanz zu bemerken, deren Ausmaß im Zusammenhang mit der Verminderung der grauen Substanz steht. Bei der rechtsgelegenen Columna ventralis imponiert die nach lateral erheblich weniger ausladende Ausbuchtung gegenüber dem mächtigen Vorderhorngebiet der linken Seite. Ihr entspricht eine Verminderung der motorischen Ganglienzellen. Während ventral und medial des Vorderhorns die Kerngebiete enger aneinanderrücken als auf der linken Seite, fehlt ein cirkumskriptes Areal im Sinne eines Nucleus motoricus lateralis dorsalis. Diese Feststellung kann in Einklang gebracht werden mit der mangelnden Ausbildung der Nn. pectorales craniales bzw. des Nervus musculocutaneus. Auch das rechte Hinterhorn verjüngt sich von seiner Basis aus in weit stärkerem Maße als das linke. Dabei werden seine Dorsalstrangzellen immer spärlicher. Diese Entwicklung dehnt sich apical auch auf die Substantia gelatinosa und spongiosa aus und steht im Einklang mit der Massenreduktion des medial angrenzenden Burdachschen Stranges. Es besteht also ein direkter Zusammenhang zwischen der geringeren Anzahl der Dorsalstrangzellen und der Reduktion des lateralen Hinterstranges mit seinen aufsteigenden Fasern. Auch das 7. Halssegment bei welchem die Asymmetrie der Hälften sich am stärksten ausgeprägt zeigte, behält die Veränderungen im rechten Fasciculus dorsalis noch deutlicher bei. Der dorsale Bereich des Seitenstranges der weißen Substanz erscheint gegenüber der linken Seite etwas zusammengedrängt. Der ventrale Faszikel unterscheidet sich dagegen kaum von seinem linken Partner.

In der Substantia grisea wirkt sich der Ausfall aller vom 8. Spinalnerven abgeleiteten Gliedmaßenerven (N. radialis, N. medianus, N. ulnaris sowie Anteile der Nn. pectorales craniales und kaudales) in Gestalt der bereits dargestellten erheblichen Umfangsverminderung aus.

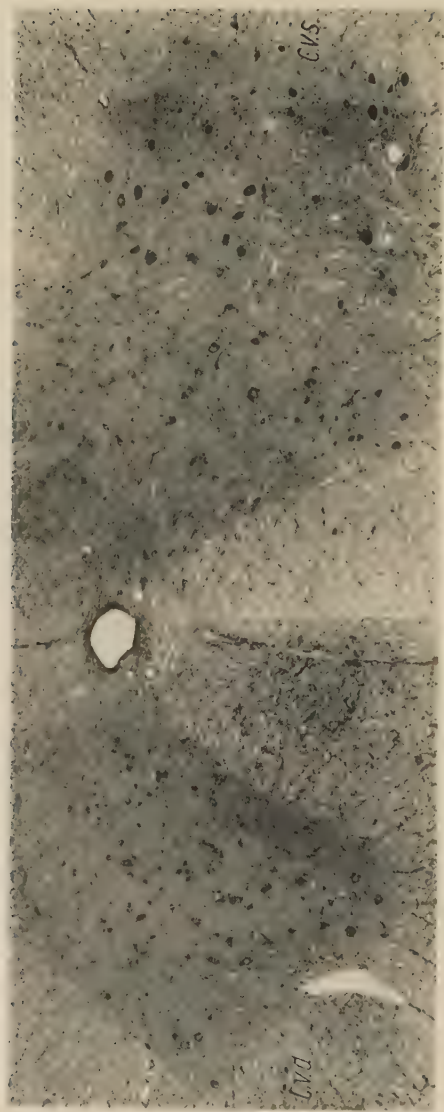


Abb. 6. Vergrößerte Darstellung der unterschiedlichen Ausbildung der beiden Vorderhöner des 7. Halssegmentes.

C. v. d.: Reduzierte Columna ventralis dextra. C. v. s.: Columna ventralis sinistra. Beachte die auf der lateralen linken Seite deutlich ausgeprägten großen motorischen Ganglienzellen des Nucl. motorius lateralis. Letztere fehlen auf der rechten Seite vollständig.

Die mangelnde Ausbildung umfaßt im Dorsalhorn vor allem dessen apikalen Teil, wobei sein *Angulus externus* um eine beträchtliche Strecke ventralwärts verlagert wurde. Im rechten Vorderhorn erreicht der Verlust der motorischen Kerngebiete seinen Höhepunkt (Abb. 6, C. v. d.). Hier sind nur noch die Ganglien des *Nucleus motoricus medialis* am Winkel zwischen der medialen und ventralen Fläche der Vordersäule ausgeprägt. Sie gehören nach allgemeiner Annahme zu der dorsalen Muskulatur. Die Nervenzellgruppen des ventralen Bereiches, welche für die Gliedmaßenversorgung zuständig sind, fehlen jedoch in der Anlage vollständig. Deshalb finden wir auch keine Vertretung des *Nucleus motoricus lateralis* mit seinen Untergruppen, welche auf der linken Seite in Gestalt von mehreren großzelligen Gangliengruppen hervortreten (vgl. Abb. 6, C. v. s.).

Im ersten Brustsegment (Abb. 5) tritt die Asymmetrie zwischen den beiden Rückenmarkshälften nicht mehr so deutlich hervor. Auf der rechten Seite ist innerhalb der weißen Substanz der *Fasciculus dorsolateralis* in seiner Ausbildung beeinträchtigt. Ein gut ausgeprägter *Sulcus intermediodorsalis* findet sich nur bei der linken Hälfte, so daß das Fehlen dieser Vertiefung auf der rechten Seite eine deutliche Abgrenzung vom Gollschen Strange nicht ermöglicht. Dagegen schneidet hier der *Sulcus dorsolateralis* tiefer ein. Hierdurch erscheint der ventrale Seitenstrang in seinem dorsalen Bereich weniger stark gewölbt, seine äußere dorsolaterale Kontur mehr nach ventral verschoben. Bei der grauen Substanz ist lediglich das rechte Hinterhorn in seiner Ausbildung benachteiligt. Dies betrifft vor allem das *Caput cornu dorsalis*, welches gegenüber der steil aufstrebenden und kuppelförmig endigenden *Columna dorsalis sinistra* sich alsbald kontinuierlich zur *Radix dorsalis* zuspitzt. Das rechte Ventralhorn weist nur eine geringgradige Umfangsverminderung namentlich in seinem peripheren Bereich auf. Seine Nervenzellgruppen liegen lediglich etwas dichter zusammen und scheinen deshalb nicht so deutlich voneinander abgesetzt wie auf der linken Seite.

Übereinstimmend mit den Beobachtungen Nordmanns und Lindemanns ist also in den beiden vorderen der geschilderten Rückenmarksabschnitte eine Abnahme an Nervenzellen festzustellen, welche mit dem fehlenden innervatorischen Versorgungsbereich der Gliedmaßen übereinstimmt.

Der Nachweis einer zusätzlichen Degeneration von Ganglienzellen war bei der anwendbaren unter den gegebenen Verhältnissen

histologischen Technik nicht möglich. Deshalb kann hier bezüglich der Frage nach der Entstehung der Peromelie durch amniogene Abschnürung oder aber durch primär genetische Ursachen keine Stellung eingenommen werden.

Zusammenfassung

Eine einseitige Abrachie am rechten Vordergliedmaß eines Hundewelpen wurde eingehend untersucht.

Die vorhandene Skelettgrundlage bestand aus dem vollständig erhaltenen Schulterblatt und der proximalen Epiphyse des Oberarmknochens. Letztere setzte sich distalwärts in eine spangenartige, spitz zulaufende Endigung fort, deren kraniolaterale Kontur durch die Crista tuberculi maioris angegeben wurde.

Soweit proximale Insertionspunkte der Muskulatur am Humerusrudiment erhalten geblieben waren, fanden sich an den hier ansetzenden Muskeln des Schulterblattes bzw. der Rumpfvordergliedmaßenmuskulatur keine involutiven Veränderungen. Weiter distal gelegene Muskelinserktionen erfolgten am rückgebildeten Humerus bei fehlenden oder mangelhaft ausgebildeten Anheftungspunkten mittels aponeurotischer Bildungen an einer Bindegewebskapsel, die den Humerusstumpf umschloß. (Beispiel: *M. teres maior*.) In diesem Falle konnten derartige Muskeln in der Gesamtmasse reduziert sein (*M. pectoralis superficialis*) oder aber in einen bindegewebig durchsetzten Fettkörper (*M. triceps brachii*) umgewandelt werden. Für einige Muskeln konnte keine präparatorisch nachweisbare Repräsentation gefunden werden (*M. biceps*, *M. teres minor*).

Die Homologisierung von fraglichen Muskeln erfolgte soweit wie möglich durch die Untersuchung ihrer Innervation.

Die Ausbildung des Plexus brachialis der reduzierten Gliedmaßen stand im Einklang mit dem Grad der Reduktion des Skeletts und seiner Muskulatur. Hierbei fehlten die peripheren Fortsätze der Rami spinales des 8. Zervikalnerven und des ersten Thorakalnerven mit den aus ihnen hervorgehenden Gliedmaßenerven, den Nn. radialis, medianus und ulnaris sowie Anteile der Nn. pectorales craniales und kaudales.

Eine Nachprüfung ergab homologe Involutionsercheinungen im rechten Halsbrustbereich des Rückenmarks mit Abnahme der grauen Substanz und zahlenmäßiger Verminderung von Ganglien-

zellen des 6. und 7. Zervikalsegmentes. Auch innerhalb der weißen Substanz bestätigte sich diese Asymmetrie. Es wurden Verhältniswerte der Substanzteile in drei Querschnittsdarstellungen ermittelt und interpretiert. Auch auf den Feinbau dieser Segmente wurde eingegangen.

Schrifttum

Baum, H., und O. Zietzschmann: Anatomie des Hundes, 1. Band. Berlin (1936). — Grau, H.: Mißbildungen an den Schultergliedmaßen eines neugeborenen Ziegenlammes und eines neugeborenen Fohlens. Zschr. f. Anat. u. Entw. Gesch. **98** (1932) 380—388. — Gruber, G. B.: In Schwalbe: Die Morphologie der Mißbildungen des Menschen und der Tiere. Teil III, Jena (1937). — Reimers, H.: Der Plexus brachialis der Haussäugetiere. Zschr. f. Anat. u. Entw. Gesch. **76** (1925) 653—753. — Marciniak, T.: Über den anatomischen Bau der Schulter bei einem Neugeborenen mit kongenitalem Fehlen der oberen Extremität. Zschr. f. Anat. u. Entw. Gesch. **104** (1935) 739—755. — Nordmann, M., und K. Lindemann: Tetra-peromelie und ZNS. Virchow's Arch. Path. Anat. **306** (1940) 175—178. — Werthermann: Handbuch der speziellen Pathologie und Histologie, 6. Teil: Die Entwicklungsstörungen der Extremitäten. S. 128 (1952).

Dr. G. Geiger
München 25
Hansastraße 146

Verantwortlich für die Schriftleitung: Prof. Dr. Günther Hertwig, Halle/Saale, Große Steinstraße 51. — Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G., Leipzig C 1, Sternwartenstraße 8, Fernruf 6 59 36. — Veröffentlicht unter der Lizenz-Nr. 5045 des Ministeriums für Kultur der Deutschen Demokratischen Republik.

Herstellung: III-9-5 1165 VEB Landesdruckerei Sachsen, Dresden A 1

Über eine chordaähnliche Umbildung des Darmdaches vor der Praechordalplatte bei *Rana fusca*¹

Von

. Veit

Mit 1 Tafel und 4 Abbildungen

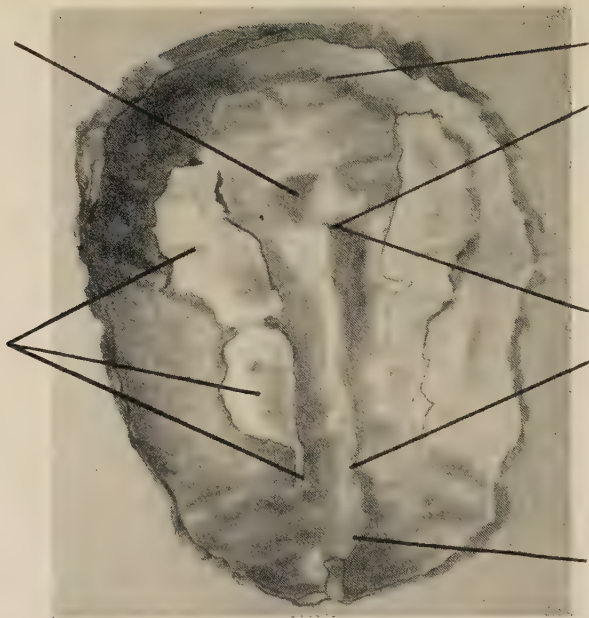
(Eingegangen am 26. Oktober 1957)

Bei Durchsicht von Serien junger Neurulae von *Rana fusca* wurden im Stadium der noch offenen Neuralplatte einige Befunde erhoben, die mir einer kurzen Mitteilung wert erscheinen. Die Neurulae standen im Entwicklungsstadium der Stufe 8 der Normen-tafel von *Rana fusca*, die Fr. Kopsch (1952) herausgegeben hat, entsprechend etwa der Abbildung 9-a-2 (Veit, 1947), die einen lebenden Keim wiedergibt. Von einer der Serien wurde ein Plattenmodell bei 200facher Vergrößerung angefertigt. Photogramme geben das Modell und den Medianschnitt auf $\frac{1}{8}$ verkleinert, also bei Vergrößerung von 25mal, wieder. Ein Blick orientiert über den Entwicklungsgrad (Abb. 1). Eine detaillierte Beschreibung erübrigt sich, da das Bild allgemein bekannt ist. Auf folgende Punkte sei hier kurz hingewiesen. Die völlig offene Neuralanlage ist im wesentlichen die Hirnanlage, gegliedert in das noch kurze, aber breite Prosencephalon, welches über das Rostralende nach abwärts gebogen ist, und in das schlankere und längere Rhombencephalon, also die typische Zweigliederung der Hirnanlage, die phylogenetisch bedingt ist und ontogenetisch bis zum Menschen herauf sich immer wieder in der ersten Anlage hat feststellen lassen. In der Vorderhirngrube sind die Augenanlagen schon gut morphologisch und an der bekannten Pigmentanordnung abzugrenzen, Caudalwärts setzt sich das Rhombencephalon in die noch kurze spinale Neuralplatte mit Medullarrinne und Medullarwülsten fort, die in den Blastoporusrand ausläuft. Auffallend kräftig sind schon die Neuralleisten entwickelt (Abb. 2). Die breite mächtige Neuralleiste des Hirngebietes zeigt bereits deutlich ihre typische Zweigliederung.

¹ Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

Grube für
das Darm-
epithel

Neural-
leistenab-
schnitt



Prosencephalon

Rhombencephalon

Medulla spinalis

Abb. 2

Die Mächtigkeit des cerebralen Anteiles der Neuralleisten hängt bekanntlich damit zusammen, daß sie eine sehr wichtige Quelle für das Mesenchym des vorderen Körperendes ist. Sie drückt abwärts gegen die Stielzone neben der Stamplatte an, so daß in ersterer Lücken entstehen, durch welche das Darmepithel frei sichtbar wird (Abb. 3, 4). Auch dies ist von anderen Formen gut bekannt. Das Rostralende der Neuralleiste schiebt sich frei neben dem Vorderhirn, ihm eng anliegend, vor und zeigt schon beginnende Auflockerung in Richtung zur Mesenchymbildung. Das muß beachtet werden bei der Beurteilung des vorderen Kopfmesenchyms. Es kann sonst leicht die meines Erachtens irrige Ansicht entstehen, die Bartelmez (1957) nach Untersuchungen am Menschen geäußert hat, daß Mesenchym aus der Augenblasenwand selbst entsteht. In der Stamplatte lassen sich Somite noch nicht abgrenzen, zumal die Objekte sämtlich quer geschnitten waren. Es hebt sich aber an vielen Stellen die Stamplatte durch feine Spalten von der darunterliegenden Seitenplatte ab, an dem Modell durch schwarze Linien angedeutet. Es ist dies der morphologische Ausdruck für das von caudal erfolgende Vorschieben der Stamplatte, welches vergleichend-anatomisch gefordert werden muß (Veit, 1924) und

Abb. 4
Abb. 5
Abb. 6

Canalis
neurentericus

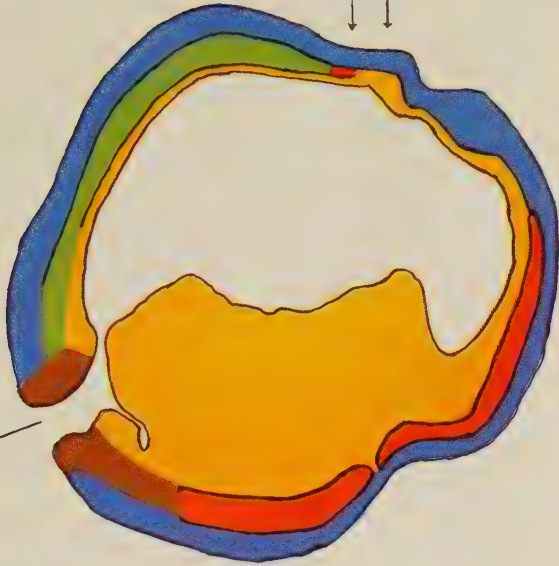


Abb. 1

Entoderm-
wucherung

Praechordal-
platte

Grube durch
die Wucherung
der Neuralleisten



Abb. 3

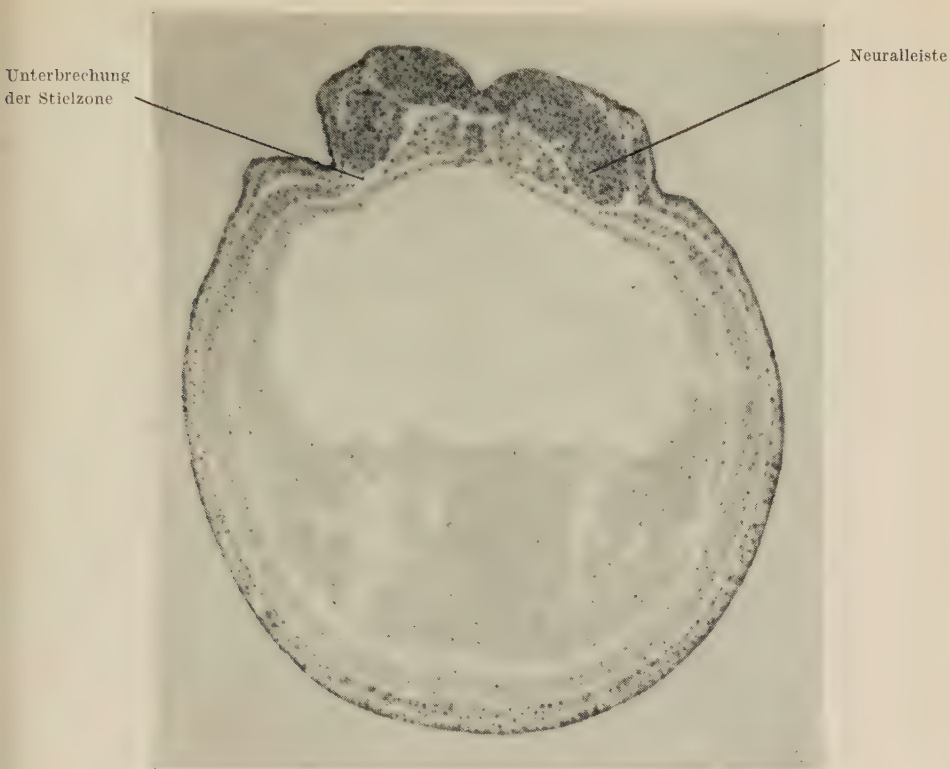


Abb. 4

ontogenetisch leicht bei *Petromyzon* (Veit, 1940) und bei experimentellen Eingriffen (Mangold, 1923) erkannt werden konnte. Ich war erstaunt, wie deutlich dies auch an einfachen Schnittserien bei *Rana* sich noch erkennen läßt, wenn man erst darauf aufmerksam geworden ist. Die Stammsplattenanlage endet in Höhe der Chordaspitze. Die Chordaspitze läuft in typischer Weise nach vorn aus. In Abbildung 4 ist ein Querschnitt in Höhe des vorderen Chordaendes wiedergegeben, ein allgemein bekanntes Bild. Abbildung 5 zeigt die sogenannte Praechordalplatte. Weiter nach rostral zu liegt einfaches Darmepithel vor. Hier erhebt sich nun das Darmepithel in der Mediane (Abb. 6) zu einer diffusen Verbreiterung, die auch den Boden des Prosencephalon in seinem caudalen Bereiche zu einer Grube einbuchtet. Das Darmepithel ist höher, bildet ein mehrzeiliges Epithel und geht erst weiter vorn in das übliche flache Epithel des Darmdaches über, ehe es in die dicke Dotterzellmasse

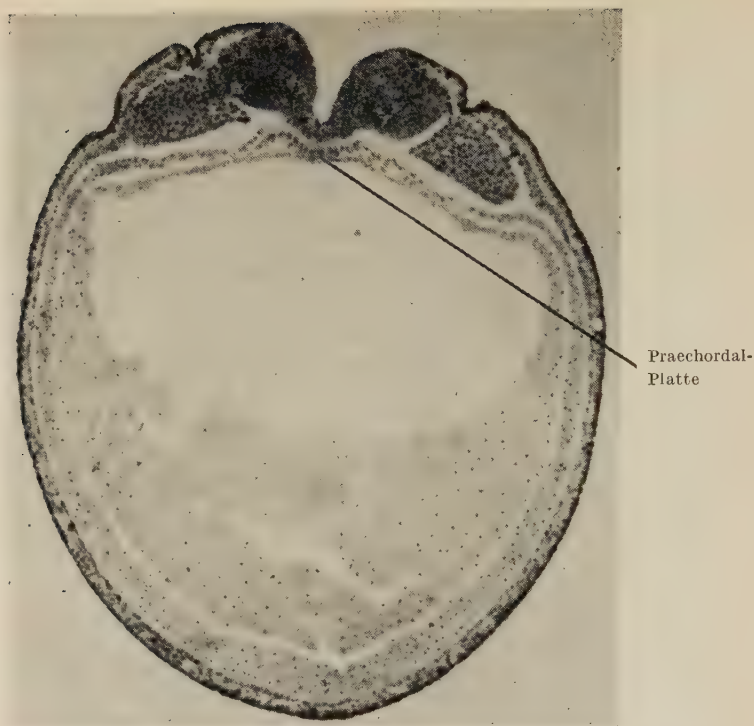


Abb. 5

umbiegt. Diese besondere Umbildung des Darmepithels in der Mediane des Darmdaches erstreckt sich über etwa 15 Schnitte zu 10 μ . Wenn man das Bild unbefangen betrachtet, wird man sofort an die Vorstufen zu einer Chordabildung erinnert. Diesen eigenartigen Befund konnte ich an 6 Querschnittserien, die gerade auf diesem Entwicklungsstadium sich befinden, erheben. An nur wenig älteren Stadien ist nichts mehr davon zu sehen. Man denkt als vergleichender Anatom natürlich sofort an die sicher rein aus der Darmwand herzuleitende Chordabildung bei Enteropneusten, deren Endstadium kürzlich erst wieder von Mookerjee, Ganguly und Gupta (1955) geschildert wurde. Es wäre verlockend, aber voreilig, hier nun gleich zuviel theoretisch aufbauen zu wollen; dazu ist die Basis noch zu schmal. Ich hoffe, die Beobachtung bei weiteren Objekten als nur *Rana fusca* demnächst ausbauen zu können. Dann wird sich wohl auch das bisher so schwierige Problem der Ontogenese der Chorda dorsalis einer befriedigenderen Lösung als bisher

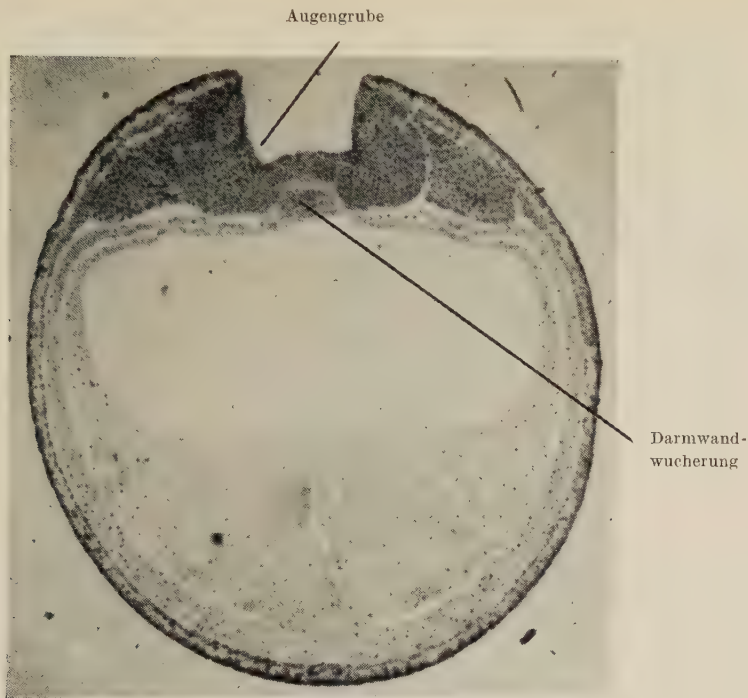


Abb. 6

zuführen lassen. Die mitgeteilte Beobachtung scheint mir für die vergleichende Embryologie immerhin wichtig genug zu sein, um sie jetzt schon kurz mitzuteilen. Sie deutet meines Erachtens darauf hin, daß in diesem Befund mehr zu sehen ist als eine einfache Zufallserscheinung.

Schrifttum

Bartelmez, G. W.: The formation of the neural crest from the primary optic vesicle in man. *Contributions to embryology*, Vol. 35/1954. — Kopsch, Fr.: Die Entwicklung des braunen Grasfrosches *Rana fusca*. Stuttgart, G. Thieme, 1952. — Mangold, O.: Transplantationsversuche zur Frage der Spezifität und der Bildung der Keimblätter. *Roux' Archiv*, 100 (1923). — Mookerjee, H. K., D. N. Ganguly and Gitika Datta Gupta: On the study of the central nervous system, axial skeleton and anterior metamerism of the Balanoglossid, *Ptychodera* sp., and their bearing on the Phylogeny of Chordates. *Anatomischer Anzeiger*, 102 (1955) Heft 9—14. — Veit, O.: Beiträge zur Kenntnis des Kopfes der Wirbeltiere II. *Morphologisches Jahrbuch*, 53 (1924). — Veit, O.: Beiträge zur Kenntnis des Kopfes der Wirbeltiere III. *Morphologisches Jahrbuch*, 84 (1940). — Veit, O.: Über das Problem Wirbeltierkopf. Kempen, Thomas-Verlag 1947.

Prof. Dr. Otto Veit, Köln-Lindenthal, Theresienstraße 33

Rollwirkungen des Systems der Membrana vasto-adductoria am durchschnittlich geformten Schenkelbein¹

Von

T. v. Lanz und A. Hennig

Mit 21 Abbildungen

(Eingegangen am 9. Dezember 1957)

Schon mehrfach (v. Lanz und Wachsmuth, 1938, S. 169; v. Lanz, 1949; v. Lanz und Hennig, 1957) hatten wir früher auf das Mißverhältnis der einwärtsrollenden zu den auswärtsrollenden Muskeln am Hüftgelenk des erwachsenen Menschen hingewiesen. Zwar hatten unsere dadurch angeregten quantitativen Untersuchungen über die Rollwirkung des M. iliopsoas (v. Lanz und Hennig, 1953, 1955) das Übergewicht der auswärtsrollenden Kräfte um kaum ein Zehntel und jene über die Pars epicondylar mi. adductor magni weiter um ein Siebenunddreißigstel (v. Lanz und Hennig, 1957) berichtigt. Das Problem des Mißverhältnisses der Rollwirkungen am Hüftgelenk bleibt somit im wesentlichen bestehen.

Schon vor 20 Jahren (v. Lanz und Wachsmuth, 1938, S. 169) hatte der eine von uns vermutet, daß dem System der Membrana vasto-adductoria wohl erhebliche einwärtsrollende Arbeitsmöglichkeit zukommen müsse. Diese Frage wenigstens am durchschnittlich geformten Schenkelbein zu klären, ist Zweck dieser Mitteilung. Wie für den M. adductor magnus müssen wir auch diesmal unsere Aussagen auf das Grundsätzliche einschränken, weil wir am Phantom bisher nur mit den mittleren Durchschnittswerten der Formfaktoren Pfanneneingangsebene 42° , Schenkelhalswinkel $125,5^\circ$ und Femurtorsion $+12^\circ$ gearbeitet haben. Die sagittale Krümmung

¹ Herrn Professor Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

des eingesetzten Schenkelschaftes entsprach mit einem Radius von etwa 135 cm vermutlich einem mittleren Durchschnitt dieses zur Zeit variationsstatistisch noch nicht ausreichend bearbeiteten Formfaktors.

I. Konstruktive Form der Membrana vasto-adductoria

Die Untersuchungen der Rollwirkungen des Systems der Membrana vasto-adductoria machen es erforderlich, die Beschreibung der Membrana vasto-adductoria selbst, ihr Verhältnis zur Joesselschen Membran, ihrer proximalen Fortsetzung im topographischen

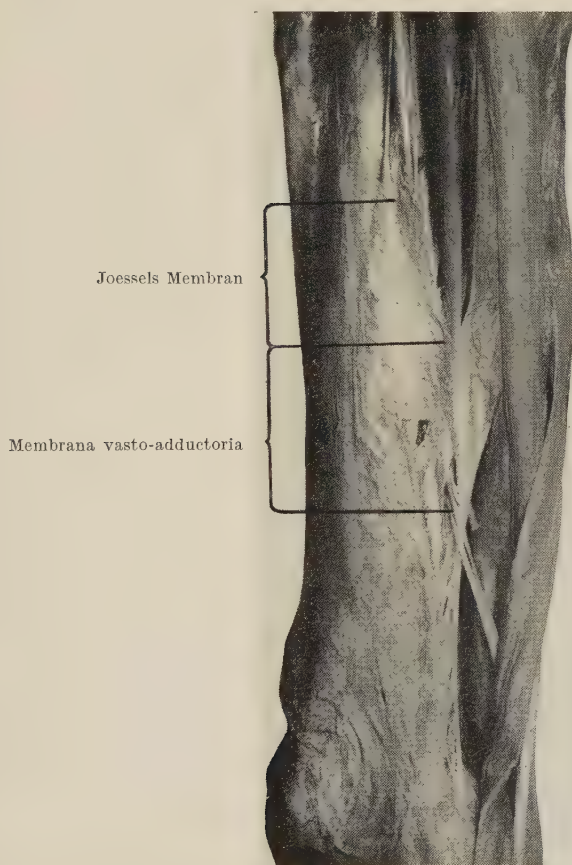


Abb. 1. Übersicht über die Faszien und Aponeurosenverhältnisse nach Entfernung des M. sartorius. An Joessels Membran nur Einstrahlung in Gefäßscheide dargestellt. Oberflächliche Fasern, welche in Fascia mi. adductoris longi einstrahlen, abgetragen.

Sinn und besonders ihren distalen Übergang in das Septum intermusculare tibiale, welches mit seinem tibialen Rand in der epicondylären Ansatzsehne des M. adductor magnus ankert, durch konstruktiv wichtige Einzelheiten zu ergänzen. Alle drei Abschnitte helfen das tiefe Blatt der Sartoriusscheide bilden. Zu ihrer übersichtlichen Darstellung ist der M. sartorius präpariert und aus seinem Bett herausgenommen (Abb. 1). Die starken, hauptsächlich transversal verlaufenden Faserzüge der Fascia lata, welche den M. quadriceps, insonderheit auch den M. vastus tibialis, umhüllen, lassen sich dann mit jenem Teil ihrer Fasern übersehen, welche in das tiefe Blatt der Sartoriusscheide einstrahlen. Die Fasern des oberflächlichen Blattes sind am fibularen Teilungswinkel der Sartoriusscheide abgeschnitten und lassen so die Lage des M. sartorius wiederherstellen.

a) Joesselsche Membran

(nach Rückert, J. Topographische Vorlesung [München, 1898 bis 1923] auf Grund Joessel, G., 1884, S. 184)

Im Gegensatz zur Membrana vasto-adductoria hängen die transversalen Fascia-lata-Fasern, welche im Trig. ilio-femorale die Vasa femoralia und den N. saphenus überbrücken, nicht aponeurotisch mit Muskelfasern zusammen. In die Joesselsche Membran strahlen weder Muskelbündel der Adduktoren ein, noch entspringen Muskelbündel des M. vastus tibialis von ihr. Die Transversalbündel der Fascia lata greifen vielmehr im wesentlichen in die bindegewebige Gefäßscheide der Vasa femoralia ein (Abb. 2). Oberflächliche, schwächere Faserzüge verflechten sich auch mit der Hüllfaszie der beiden genannten Adductoren (Abb. 2). Eine aponeurotische Zwischensehne zwischen Adductoren und Vastus stellen die Faserzüge der Joesselschen Membran also nicht dar. Sie sind für die örtlich umschriebene Lüftung der V. femoralis wertvoll. Als konstruktive Ergänzung der Membrana vasto-adductoria dürfen sie nicht angesehen werden, wenn sie auch als hinteres Blatt der Sartoriusscheide topographisch die Membrana vasto-adductoria proximalwärts fortsetzen.

b) Membrana vasto-adductoria

Die Sehnenfasern der Membran zeichnen sich dadurch aus, daß sie sich proximal-tibial fortsetzen in oberflächlichen Muskelbündeln

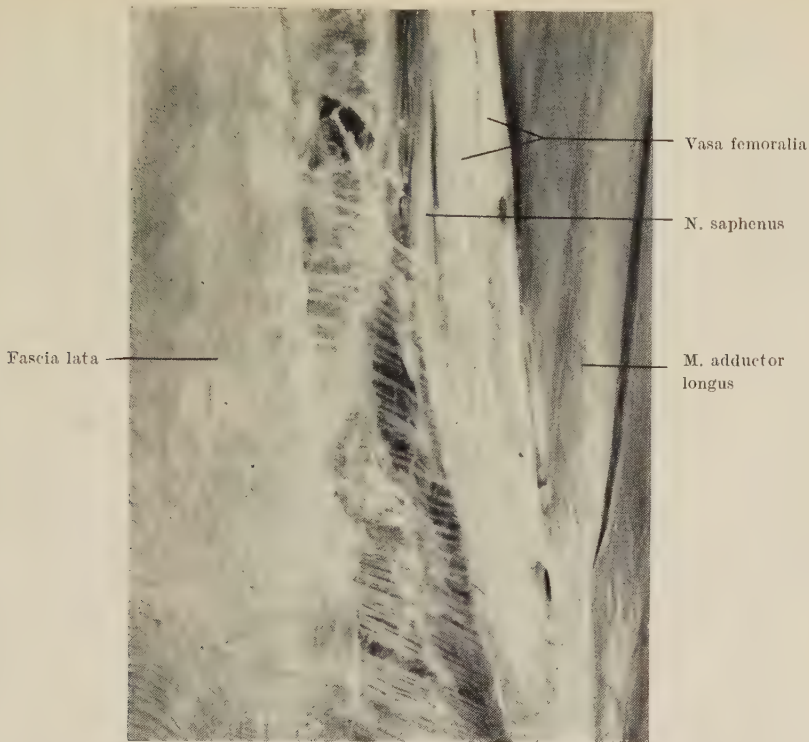


Abb. 2. Faserung der Joesselschen Membran auf Gefäßscheide und auf Fascia mi. adductoris longi.

der Adductoren, vorwiegend des M. adductor magnus, in häufigen Sonderfällen auch in distale Randbündel des M. adductor longus, und daß sie ihrerseits oberflächlichen Bündeln des M. vastus tibialis zum Ursprung dienen. Gegenüber Sieglbauer, F. (1947, S. 279), heben wir diesen konstruktiven Zusammenhang ausdrücklich hervor. Eine Verankerung am Perimysium, also an der Fascie, des Vastus tibialis haben wir nicht gefunden. Im Gegensatz zur Joesselschen Membran stellt also die Membrana vasto-adductoria eine echte aponeurotische Zwischensehne zwischen zwei Muskeln dar. Sie ist das Mittelglied eines zweibäuchigen Muskelzuges zwischen Sitz- (Magnus) und Schambein (Longus) einerseits und Quadricepssehne, Patella, Lig. patellae, Tuberositas tibiae andererseits (Abb. 3). Während die Fasern der Joesselschen Membran als Fortsetzung der Fascia-lata-Faserung hauptsächlich transversal verlaufen mit einer merkbaren tibialwärts abfallenden Komponente (Abb. 2), haben

die Fasern der *Membrana vasto-adductoria* zwar ebenfalls eine Transversalkomponente. Sie tritt jedoch gegenüber der überwiegenden Longitudinalkomponente bei weitem zurück. Die Zwischenmuskelfasern sind von proximal-tibial nach distal und ventral gerichtet (Abb. 3). Die so gerichteten Fasern sind echte Zwischensehnen zwischen Adductoren und Vastus. Allerdings geht bei weitem nicht alles Muskelfleisch der drei beteiligten Muskeln in die zwischensehnigen Membranfasern ein. Die Hauptmasse aller drei Muskeln greift am *Labium tibiale cristae femoris* an. Diese Anteile bezeichnen wir im nachfolgenden als *Partes cristales* des *M. adductor magnus*, des *M. adductor longus* und des *M. vastus tibialis*. Den *Partes cristales* stellen wir die Membranbündel aller drei Muskeln gegenüber: die *Partes membranales*. Wir fassen unter dieser Bezeichnung alle jene Muskelbündel der drei Muskeln zusammen, welche in Sehnenfasern der *Membrana vasto-adductoria* übergehen. Bei allen drei Muskeln muß ihre präparatorische Darstellung von den Sehnenfasern ausgehen, da im Muskelfleisch selbst zwischen den membranalen und den cristalen Bündeln wohl sekundäre Hüllfaszias ausgebildet sind, aber keine einheitliche Verschiebeschicht, wie etwa zwischen den ventrolateralen Bauchmuskeln. Insofern ähnelt die Zusammenordnung der Membran- und der Cristabündel den Verhältnissen, wie wir sie zwischen den caudalen Bündeln des *M. obliquus abdominis internus* und des *M. transversus abdominis* antreffen, welche von der *Spina ilica ventralis* und vom Leistenband entspringen und gleichgerichtet verlaufen. Auch die Bündel der *Partes cristales* und *membranales* sind gleichgerichtet. Eine deutliche bindegewebige Verschiebeschicht zwischen sich auszubilden, erscheint also vom funktionellen Standpunkt aus nicht notwendig. Die beschreibende Anatomie kennt daher bis heute an keinem der drei Muskeln eine derartige Unterscheidung der Muskelbündel. Für die Konstruktionsanalyse ist sie notwendig. Was die allgemeine Lage der Membranbündel in den Gesamtmuskeln anlangt, so ist sie durch ihren Übergang in die *Membrana vasto-adductoria* vorgeschrieben. Beim *M. adductor magnus* und *M. vastus tibialis* bilden sie die oberflächliche Schicht des Muskelfleisches, beim *M. adductor longus* die distalen Randbündel.

Die *Membrana vasto-adductoria* durchsetzen, ebenso wie übrigens auch die Joesselsche Membran, eine ganze Reihe von Gefäßen. Proximal handelt es sich zunächst um variable Muskeläste, welche den *M. sartorius* versorgen und um Hautäste für die Deckschichten

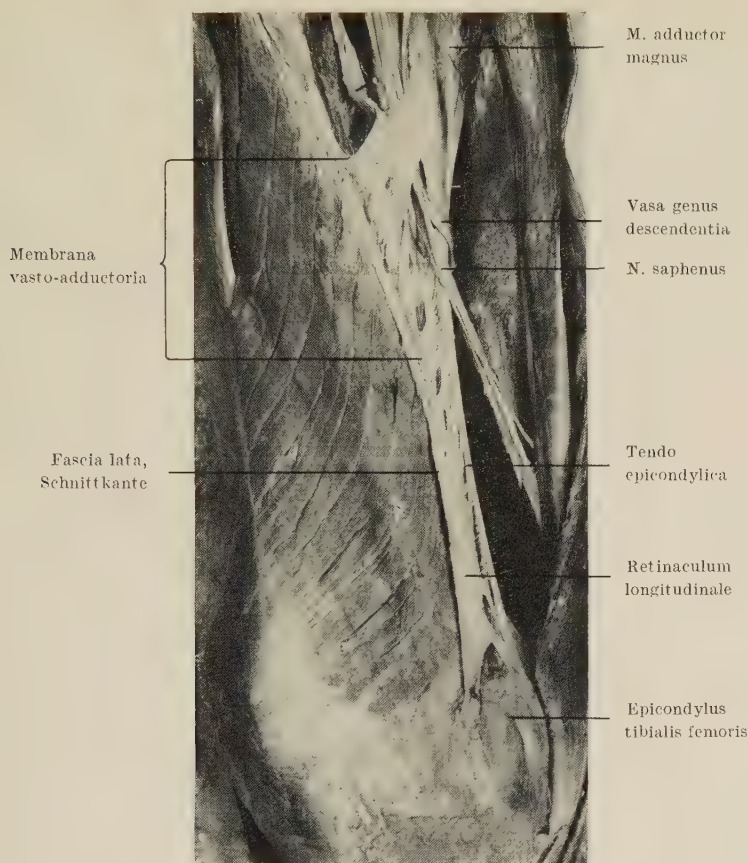


Abb. 3. Membrana vasto-adductoria und Zusehuß zum Retinaenum longitudinale.

in diesem Bereich. Distal durchbohren der N. saphenus und die Vasa genus descendencia die Membran in wechselnder Weise entweder gemeinsam oder auch getrennt und in verschiedener Höhe. Äußerstenfalls liegt ihr gemeinsamer Durchtritt an den distalen Membranfasern und kennzeichnet ihre Begrenzung (Abb. 3).

Fascia-lata-Komponente der Membrana vasto-adductoria. Indes sind nicht alle kollagenen Faserbündel der Membrana vasto-adductoria zwischen beidseitige Muskelbündel geschaltet. So, wie sich das Fasersystem der Joessel'schen Membran von der Fascia lata, und zwar ausschließlich, herleitet, so strahlen in die zwischensehnige Membrana vasto-adductoria ebenfalls Fascia-lata-Fasern ein. Im Präparat der Abbildung 3 sind sie abgetragen. Die entstandene Schnittkante ist durchlaufend vom Joesselbereich proximal-

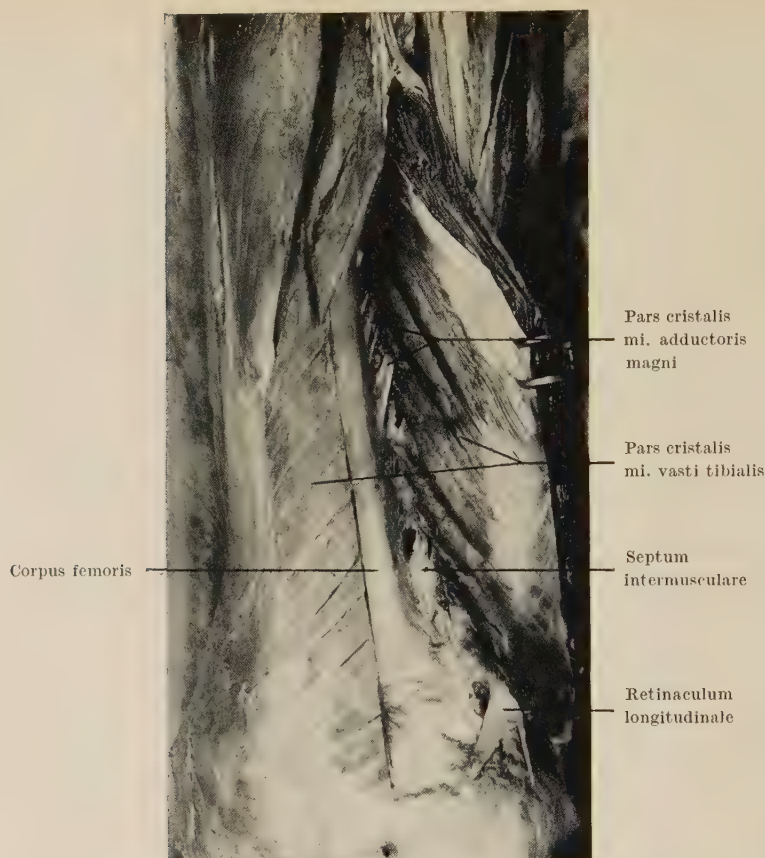


Abb. 4. Verschränken der cristalen Faserbündel des M. vastus tibialis und des M. adductor magnus dorsal des Canalis adductorius.

Pars cristalis des M. vastus tibialis durchgeschnitten und nach innen umgelegt.

distalwärts über den ganzen Septumbereich hinweg bis zur ventralen Retinaculumarkade (s. Ic) zu verfolgen. Im Mittelabschnitt, welcher der Membrana vasto-adductoria entspricht, besteht dieser Fascia-lata-Zuschuß aus transversal und aus longitudinal gerichteten Bündeln. Die longitudinal eingestellten Bündel verstärken sich distalwärts fortlaufend weiter, um schließlich am Epicondylus tibialis femoris den ventralen Schenkel der Retinaculumarkade bilden zu helfen (Abb. 3). Bei unserer in II gegebenen Fuktionsanalyse haben wir die beiden Fascia-lata-Komponenten nicht berücksichtigt.

Cristale Muskelverschränkung. Dorsal der Vasa femoralia gehen die Bündel der drei Muskeln mehr oder weniger starke Verbindungen untereinander ein (Abb. 4). Es handelt sich um Bündelverschränkungen, welche die schmale

Angriffsfläche am Labium tibiale der Crista vergrößern. Je muskelkräftiger der Mensch ist, um so mehr Muskelbündel verschränken sich. Die cristalen Verschränkungen lassen sich in Parallele setzen zu den medianen Verschränkungen der beiderseitigen Mm. pectorales maiores ventral des Sternums, welche bei muskelkräftigen Menschen eine reine oberflächliche Muskelschlinge zwischen den beiden Armen bilden, so daß keine Skeletangriff zwischen sie geschaltet ist. Wie den Verschränkungen der Brustmuskeln kann den cristalen Muskelverschränkungen nächst dem Labium tibiale keine eigentümliche Funktion zuerkannt werden. Die Skeletverankerungen sind hier wie dort zu kurz, als daß den verschränkten Muskelbündeln eine qualitativ andere Funktion zuerkannt werden könnte als den unmittelbar am Skelet angreifenden. In unserer nachfolgenden mechanischen Analyse haben wir deshalb die morphologisch mögliche Unterscheidung zwischen echten cristalen und verschränkten Bündeln nicht berücksichtigt.

c) Pars septalis des M. vastus tibialis

Die verschränkt am Adductor entspringenden Muskelbündel des M. vastus tibialis sind jedoch in anderer Beziehung wichtig. Sie bilden proximal des Hiatus adductorius gewissermaßen die Vorläufer jener starken Bündel des Muskels, welche distal des Schlitzes von der epicondylären Ansatzsehne des M. adductor magnus, vom Septum intermusculare tibiale (auch Henle, J., 1871, S. 334) und von einer Längsverankerung des Retinaculum longitudinale tibiale patellae entspringen. Auch die sehnig starke Längs- und Quersfasern der Fascia lata strahlt von der Oberfläche her in das Septum ein. Das Ursprungsfeld der Muskelbündel ist also komplex. Wenn wir diesen Teil des M. vastus tibialis schlagwortartig als Pars septalis des Muskel bezeichnen, so sind wir uns der allzu starken Vereinfachung wohl bewußt.

Am Lebenden bildet die Pars septalis jenen Teil des Vastuswulstes, der bis in Höhe der Patella sich vorwölbt und dem auf der fibularen Seite ein entsprechender Wulst des M. vastus fibularis fehlt. (Vgl. etwa „Praktische Anatomie, Bein und Statik“, Abb. 227a—d, S. 272 und S. 273.) Der Ursprung der Pars septalis ist bekannt. Die beste Abbildung finde ich in Rauber-Kopsch I (1955) Abb. 566, S. 462. Im zugehörigen Text, S. 460, erwähnen allerdings Rauber-Kopsch die Muskelursprünge vom Septum und von der Tendo epicondyläica nicht. Benninghoff, A. (1942), S. 237, dagegen betont, daß Ursprünge des M. vastus tibialis auf die starke (epicondyläre) Endsehne des Adductor magnus übergreifen. Auch Henle, J. (1871), S. 290, ist dieses Übergreifen der distalen Vastusbündel auf die Pars epicondyläica schon bekannt gewesen.

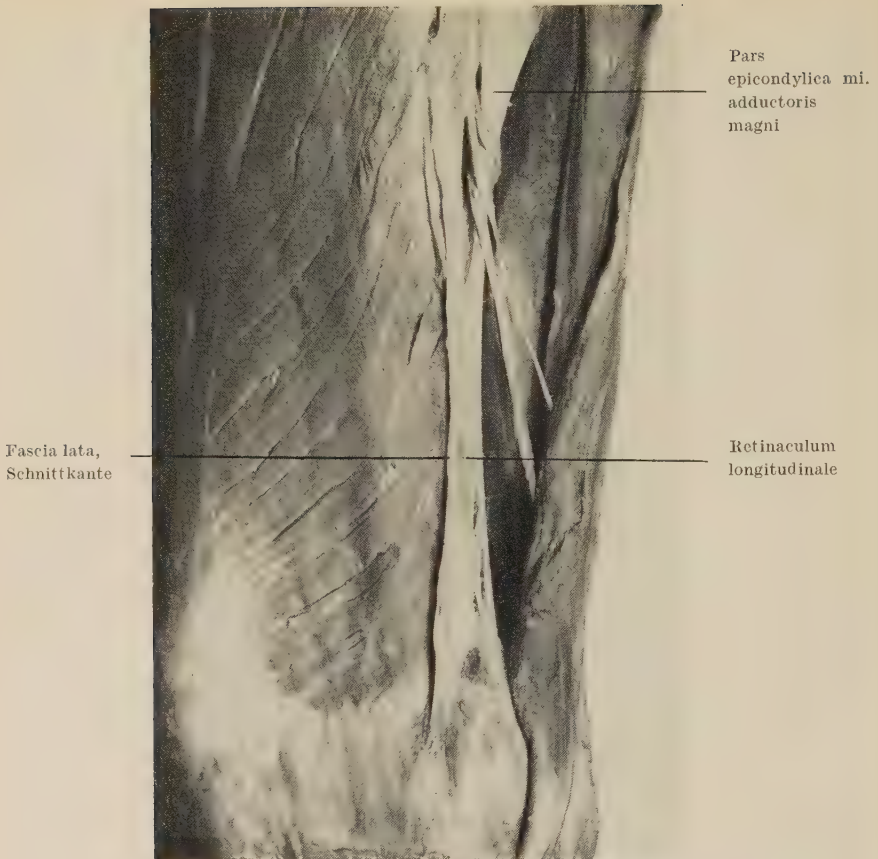


Abb. 5. Retinaculum longitudinale und Schnittkante der Fascia lata.

Die Abbildung 566 von Kopsch läßt nur über die Einstrahlung der Fascia lata in das Septum und über ihre Verankerung an der epicondylären Magnussehne im unklaren. Auch der Hiatus adductorius ist in der Abbildung von Kopsch ungewöhnlich weit tibialwärts verschoben (wohl um ihn einigermaßen übersichtlich darstellen zu können). Proximal des Adductorenschlitzes ist die Schnittkante der Fascia lata als deutlicher weißer Streifen wiedergegeben. Sie endet aber nicht wie abgebildet ventral des Schlitzes, sondern dorsal, indem sie auf die epicondyläre Magnussehne überspringt und diese bis zum Epicondylus tibialis begleitet. In Abbildung 227b von „Bein und Statik“ ist ein Teilzug der Fascia lata in Ventralansicht abgebildet. Im Präparat, welches der Abbildung 5 zugrunde liegt,

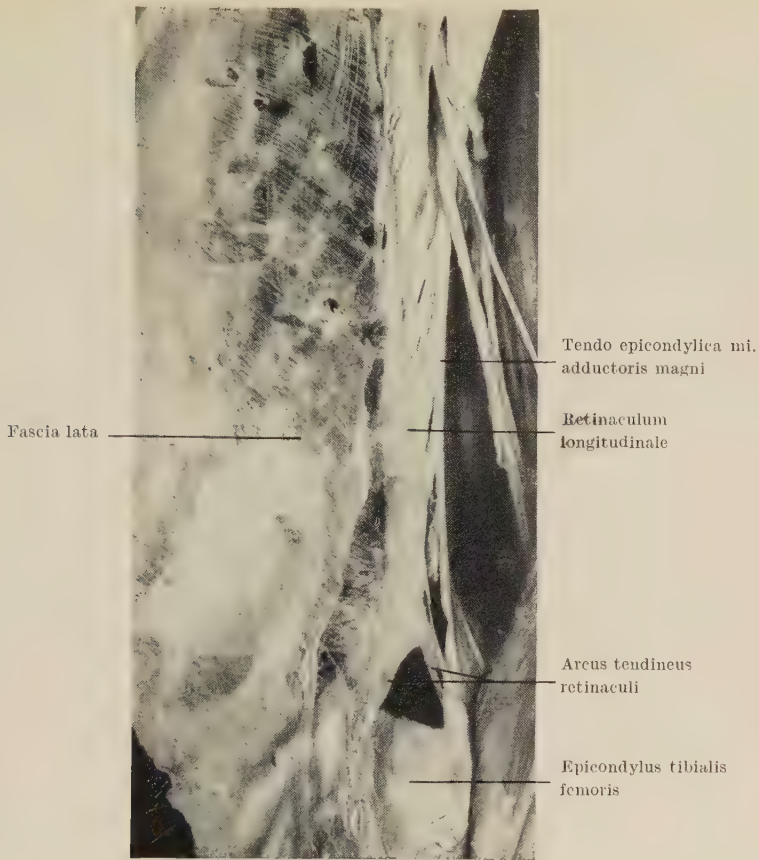


Abb. 6. Fascia lata und Retinaculum longitudinale von tibial.

ist die Fascia lata, soweit sie den M. quadriceps umhüllt, abgetragen. Stehengeblieben ist ihre Schnittkante von der Membran über die Septumeinstrahlung bis zum Epicondylus tibialis. Die Abbildung 6 läßt den Faserverlauf in der Fascia lata erkennen. Es handelt sich überwiegend um transversal gerichtete Fasern mit mäßigem Abfall tibialwärts. Nur beim Übergang in das Retinaculum longitudinale tibiale der Patella treten starke Schrägzüge auf. Hier, in der Nachbarschaft des Epicondylus, schließen sich der Fascia lata die Längsfasern des Septumretinaculums an (Abb. 6). Ihr Ansatz bildet eine Gefäßarkade, deren ventraler Schenkel mit der Fascia lata vereinigt das Retinaculum patellae bilden hilft, während ihr dorsaler Schenkel sich der Epicondylussehne des M. adductor magnus

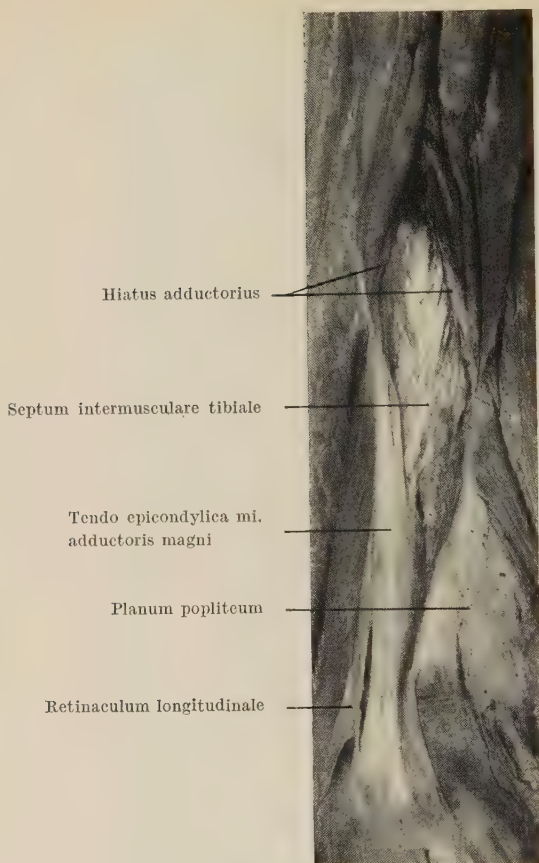


Abb. 7. Septum intermusculare tibiale, Tendo epicondylarum und Retinaculum longitudinale von dorsal.

anschließt und mit ihr zusammen am tibialen Gelenkknorren, also knöchern angreift. Die Epicondylussehne des M. adductor magnus ist in Abbildung 6 nur in schmaler Kantenansicht erkennbar. Betrachtung von dorsal läßt ihre Breitenentwicklung erkennen (Abb. 7). Ventral ihrer breitflächigen Verankerung stellt sich umgekehrt nun das Septumretinaculum beinahe in Kantenansicht dar. Der anlagernde dorsale Arkadenschenkel wird in seiner geringen Dicke enthüllt. Proximal ist der Hiatus adductorius unterlagert vom Septum intermusculare tibiale. Seine Faserplatte ist am Labium tibiale knöchern verankert. Da die Lippe, dem Planum popliteum ausweichend, zum Epicondylus verläuft, sind die distalen Septumfasern kurz. Je weiter sich das Labium tibiale proximal dem

Labium fibulare nähert und sich mit ihm zur Crista femoris zusammenschließt, um so länger werden die Septumfasern.

Auf Abbildung 8 sind Pars membranalis und Pars septalis des M. vastus tibialis isoliert dargestellt, schwarz unterlegt und quer zu ihrer Faserrichtung durchtrennt. Cristale Fasern besitzt der M. vastus tibialis im Septumbereich nicht. Der am Lebenden so auffällige, weit distalwärts reichende tibiale Vastuswulst wird ausschließlich durch die Kontraktion von Septumbündeln hervorgerufen.

d) Meßergebnisse

Von den drei Muskeln, M. vastus tibialis, M. adductor magnus und M. adductor longus wurden sowohl die Querschnitte der

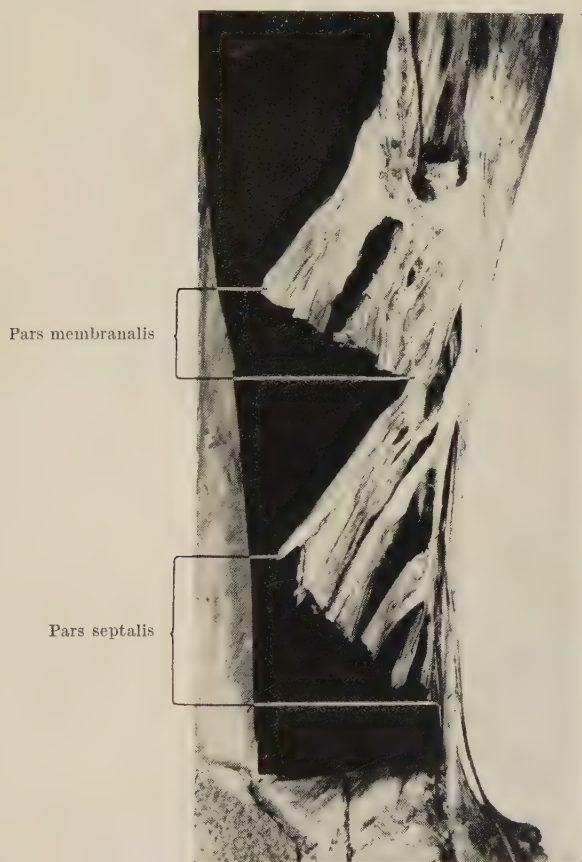


Abb. 8. Pars membranalis und Pars septalis mi. vasti tibialis im physiologischen Muskelquerschnitt.

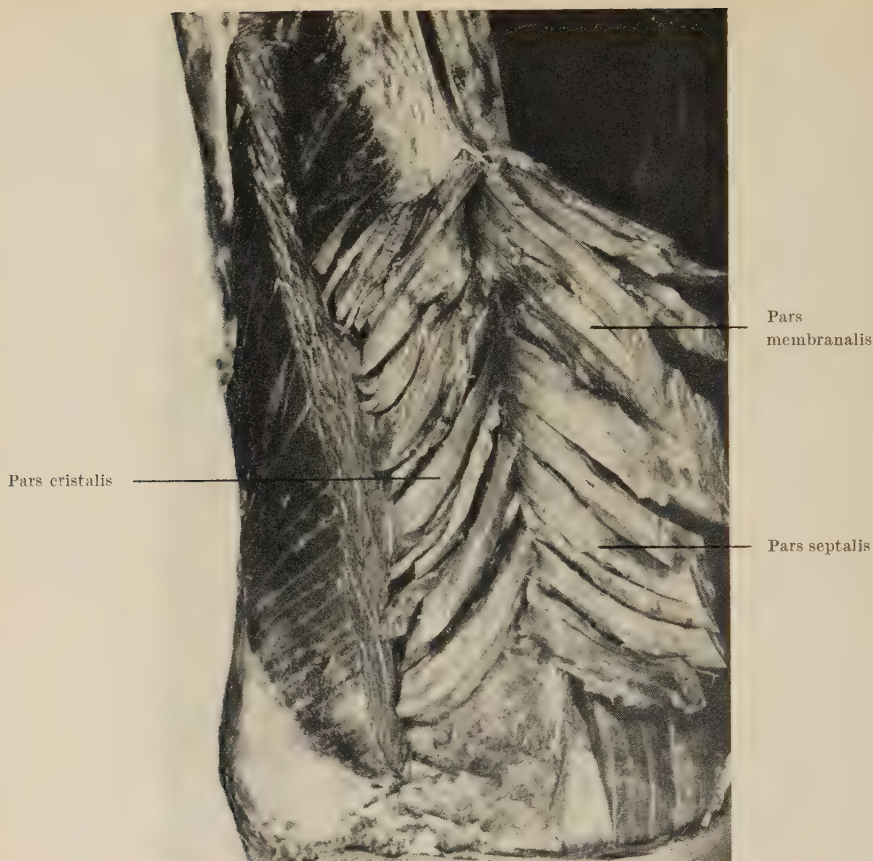


Abb. 9. Pars membranalis und Pars septalis des M. vastus tibialis von seiner Pars cristalis abgelöst, durchtrennt und nach innen umgeschlagen.

einzelnen funktionellen Abschnitte als auch die Gesamtquerschnitte bestimmt. Dazu muß jedoch gesagt werden, daß die Trennung dieser funktionellen Muskelteile notgedrungen subjektiven Maßstäben folgen muß, da jene nicht durch anatomische Gebilde, etwa Faszien etc., voneinander abgegrenzt sind. Sicherlich wird aber die dadurch entstehende Ungenauigkeit für die quantitative Auswertung nur unerheblich sein.

Mit Hilfe eines Meßbandes bestimmten wir zunächst den Umfang der im Querschnitt annähernd auf Kreisform gebrachten Muskelfaserbündel der einzelnen Teile der genannten Muskeln. Nachdem der Kreisumfang $U = 2r\pi$ gefunden war, ließ sich daraus leicht der

jeweilige Querschnitt $F = r^2\pi$ errechnen. Auch hier entsteht nur ein kleiner Fehler, wenn die Querschnittsform nicht genau kreisförmig, sondern ellipsenförmig ausfällt. Noch beim Achsverhältnis 2:3 erreicht dieser Fehler erst den Wert 2 % (v. Lanz und Hennig 1953).

Außerdem wurden noch die mittleren Faserlängen der einzelnen Muskelteile gemessen.

Die Messungen wurden an dem rechten muskelkräftigen Bein eines 28jährigen Mannes (Leichenbuch-Nr. München 25/26) ausgeführt. An jedem anderen Bein wird man natürlich wieder andere absolute Werte erhalten. Die Ergebnisse sind in der Tabelle zusammengestellt.

Muskel mit physiologischem Gesamtquerschnitt	Abschnitt	Querschnitt		Mittlere Faser- länge (cm)
		absolut (cm ²)	Prozent des Gesamt- querschnitts	
M. vastus tibialis 128 cm ²	Pars membranalis	12	9	12
	Pars septalis	3	2	8,5
	Pars cristalis	113	89	12
M. adductor magnus 34 cm ²	Pars membranalis	5,1	15	16
	Pars epicondylica	5,8	17	20
	Pars cristalis	23	68	13
M. adductor longus 9 cm ²	Pars membranalis	1	11	14,5
	Pars cristalis	8	89	16

II. Funktion

Die Rollwirkung der Membrana vasto-adductoria wurde wie in unseren früheren Beiträgen (v. Lanz und Hennig, 1953, 1955, 1957) und wie dort beschrieben aus Versuchen am Skeletphantom unter Ersatz der Muskelzugrichtungen durch Fadenzüge abgeleitet. Bei rein statischer Betrachtung verläuft in jeder Stellung des Bahnkugelbereiches und noch bei stärkster Außenrotation des Schenkelbeines die Muskelzugrichtung aller untersuchten Komponenten ventral der Traglinie des Femur. Diese longitudinale Achse ist seine Rollachse. Daraus auf ausschließlich einwärtsrollende Wirkung dieser Muskeln zu schließen, wäre in unserem besonderen Falle voreilig. Bei allen unseren früheren Untersuchungen verstellten einfache Muskelzüge das Hüftgelenk. Bei solchem Normal-

verlauf bestimmt selbstverständlich die gegenseitige Lage von Drehachse und Wirkungslinie den Drehsinn der Muskelzüge. Ganz anders liegen die Verhältnisse beim Septumteil, der von der Tendo epicondylica des *M. adductor magnus* entspringt. Diese Sehne verändert bei der Rotation des Schenkelbeines ihre Lage zu ihm. Schenkelbein, Septumteil und Muskelsehne bilden jetzt ein Getriebe in kinematischem Sinn, in dem die bei Störung des Gleichgewichtes eingeleitete Bewegung nicht mehr durch eine einfache statische Betrachtung gefunden werden kann. Zur Veranschaulichung diene das Schema der Grundform eines ebenen Getriebes (Abb. 10). Die an der Koppel angreifende Kraft P übt, rein statisch gesehen, auf die Schwinge ein linksdrehendes Moment aus. Man überzeugt sich leicht, daß in Wirklichkeit die Schwinge nach rechts gedreht wird. Derartige nicht zulässige statische Betrachtungen eines kinematischen Problems führen zu Trugschlüssen (Kiesselbach, 1952). Bei der Fadenmethode wird dagegen die Änderung des Abstandes Ursprung—Ansatz als Maß für Größe und Vorzeichen der Muskularbeit genommen; dieses kinematische Vorgehen liefert unter allen Umständen richtige Ergebnisse.

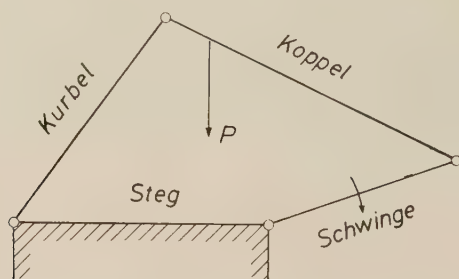


Abb. 10. Schema eines einfachen, ebenen Getriebes.

Das System der Membrana vasto-adductoria wurde getrennt für die Partes membranales des *M. adductor magnus* und des *M. adductor longus* untersucht. Entsprechend der Fortleitung ihrer Zugkraft durch die Membrana vasto-adductoria in die Pars membranalıs des *M. vastus tibialis* müßten beide Fadenzüge zum Ansatz dieses Muskels, d. h. über die Patella zum Unterschenkel geführt werden. Jedoch wurde bei allen Versuchen der Ansatz des Fadens fest auf dem Femur gewählt, Bewegungen im Kniegelenk nicht berücksich-

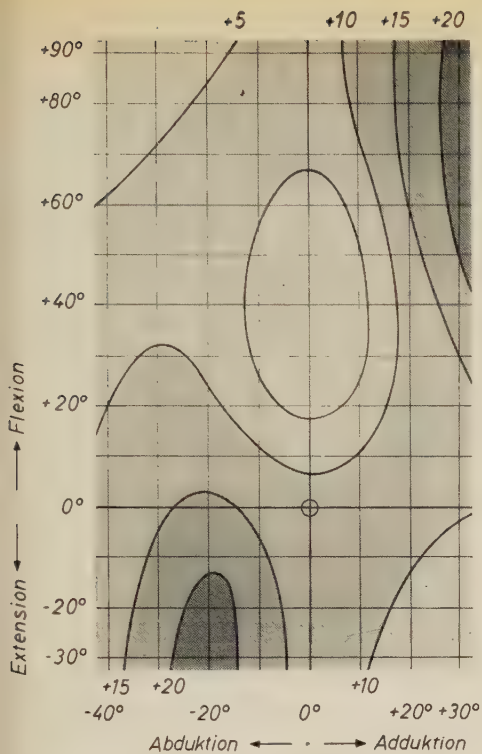


Abb. 11

Abb. 11. Momentenkurven des Membransystems (Werte in cmkg) über den Bahnkugelbereich für Außenkreiselung = -40° des normal geformten Femur.

Positive Werte und ausgezogene Linien versinnbildlichen einwärtsrollende, negative Werte und gestrichelte Linien auswärtsrollende Drehmomente.

Abb. 12. Momentenkurven des Membransystems für Kreiselung = 0.

Abb. 13. Momentenkurven des Membransystems für Innenkreiselung = $+40^\circ$.

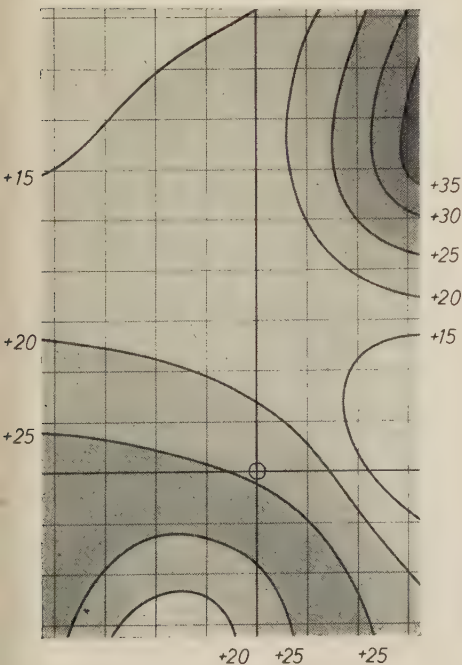


Abb. 12

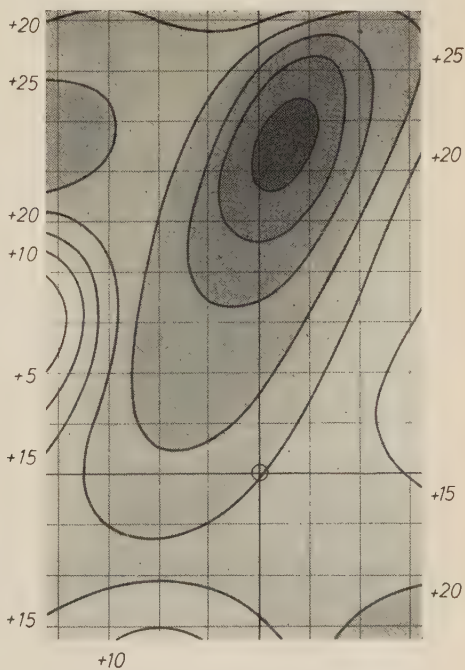


Abb. 13

sichtigt. Daher gelten unsere Ergebnisse nur unter der Annahme eines fixierten Kniegelenkes. Würde gleichzeitig die Stellung des Kniegelenkes geändert, dann würde die Verteilung der Muskelwirkung (Rollwirkung auf das Oberschenkelbein, Beugung in Knie- und Hüftgelenk) statisch unbestimmt. Sie könnte nur aus dem Zusammenwirken aller an diesen Bewegungen beteiligten Muskeln analysiert werden.

Nach unseren quantitativen Feststellungen (Id) ist der Querschnitt der Pars membranalis m. vasti fast doppelt so mächtig wie die Summe der ihm das Gleichgewicht haltenden Anteile der Adductoren. Eine maximale Anstrengung der Vastuspartie könnte nur durch passive Überdehnung der Gegenspieler erreicht werden, was bei ihrer großen Länge erhebliche Verschiebungen der Membran selbst zur Folge haben müßte. Wahrscheinlicher wäre bei dem Fehlen einer ausgesprochenen Verschiebeschicht die Übertragung des nicht zu bewältigenden Überschusses der Zugkraft auf die dorsal des Gefäßbündels angegriffenen Faserzüge der Adductoren (Abb. 4). Wir haben uns angesichts dieser unwahrscheinlichen und unbestimmten Möglichkeiten entschlossen, Erregungsimpulse des M. vastus tibialis nur bis an die Grenze der möglichen Gleichgewichtslage mit dem Membranteil der Adductoren anzunehmen.

Die beiden Adductoren verhalten sich, bis auf das Kräfteverhältnis 5:1, sehr ähnlich und wurden deshalb in den Abbildungen 11–13 zusammen dargestellt. Die Momentenhügel sind für Kreiselstellungen -40° , 0° und $+40^\circ$ des normal geformten Femus entworfen. Zur allgemeinen Charakterisierung der Schaubilder läßt sich sagen, daß in keiner Stellung des Schenkelbeines im dargestellten Bahnkugelbereich, selbst in Verbindung mit einer Kreiselstellung innerhalb des weiten Ausschlages von $\pm 40^\circ$, ein auswärtsrollendes Moment (gekennzeichnet durch negatives Vorzeichen und gestrichelte Kurven) vorkommt. Eine Kreiselstellung von $\pm 40^\circ$ entspricht der Kreiselung 0 bei Schwankung der Femurtorsion von 28° Retrotorsion bis 52° Antetorsion, die nach der Geburt noch nie beobachtet worden sind (v. Lanz und Hennig, 1953). Selbst bei extrem verdrilltem Femur darf daher noch eine kleine Kreiselung hinzukommen, ohne daß auswärtsrollende Momente zu gewärtigen sind. Im Durchschnitt des Bahnkugelbereiches werden die einwärtsrollenden Momente um so größer, je mehr der Femur einwärts gekreiselt ist: Bei 40° Außenkreiselung ist das größte einwärtsrollende Moment etwa 20 cmkg; bei Kreiselung 0 ist es auf 35 cmkg

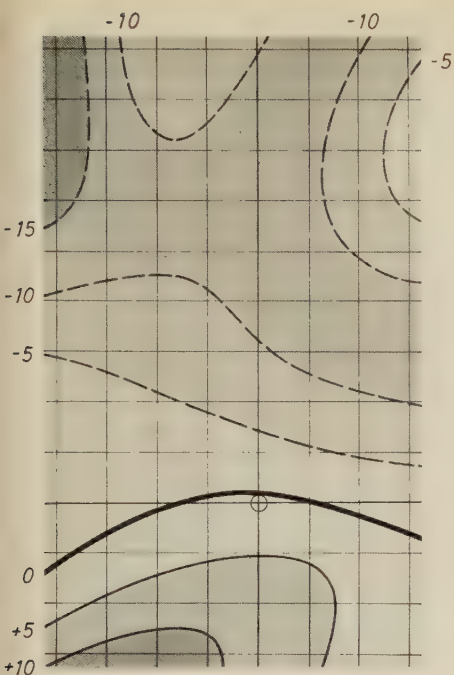


Abb. 14

Abb. 14. Momentenkurven der Pars septalis des M. vastus tibialis für Außenkreiselung = -40° .

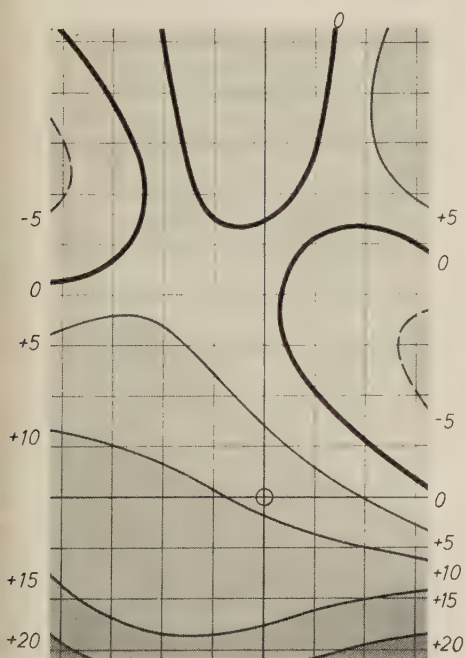


Abb. 15

Abb. 15. Momentenkurven der Pars septalis des M. vastus tibialis für Kreiselung = 0.

Abb. 16. Momentenkurven der Pars septalis des M. vastus tibialis für Innenkreiselung = $+40^\circ$.

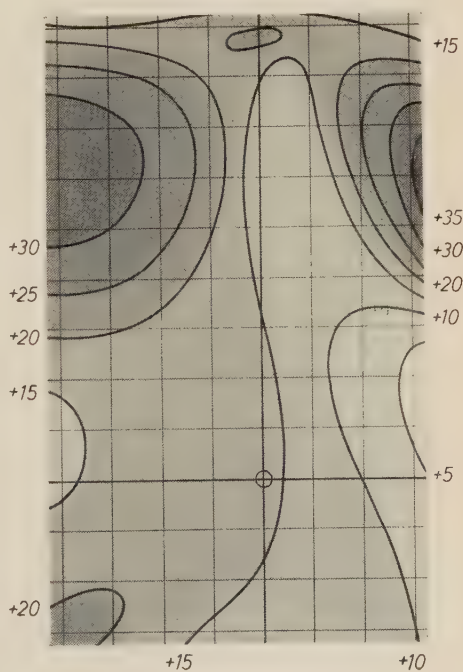


Abb. 16

gewachsen, um dann nochmals langsamer auf 40 cmkg bei 40° Innenkreiselung anzusteigen. Die Geringfügigkeit dieser Momente rührt nur zum Teil von den kleinen Muskelquerschnitten, zum Teil auch von dem kleinen Dreharm a , vor allem aber von dem kleinen Kreuzungswinkel φ zwischen den windschiefen Richtungen von Drehachse und resultierender Muskelkraft P her. Das Drehmoment M ergibt sich dabei zu $M = P \cdot a \cdot \sin \varphi$. Jede Änderung der Ausgangsstellung ändert die Faktoren a und φ relativ bedeutend nach voneinander unabhängigen Gesetzmäßigkeiten. So ist das wechselvolle, uneinheitliche Bild der Momentenhügel erklärlich. Für den *M. iliopsoas* haben sich seinerzeit vergleichsweise einfache Sattelflächen ergeben. Dort ist der Kreuzungswinkel φ so groß, daß der $\sin \varphi$ in allen Stellungen sich immer nahe dem Wert 1 hält und das Moment hauptsächlich von dem anderen Faktor a allein abhängt. 7

Bei der Untersuchung der *Pars septalis m. vasti tibialis* konnte die Änderung der Fadenlänge nicht mehr durch Hebelübersetzung vergrößert werden. Sie mußte vielmehr, nachdem im Versuch kein Endpunkt der Muskellänge fixiert werden konnte, unmittelbar auf 0,5 mm genau abgelesen werden. Der Ursprung des Septumteiles an der Sehne des *M. adductor magnus* wurde dabei unverrückbar in der Zugrichtung der *Pars epicondylar m. adductoris magni* angenommen. Eine allenfallsige Auslenkung der Sehne hinge ja nicht nur von der Zugkraft im Septumteil, sondern auch von der augenblicklichen Innervierung des *M. adductor magnus* ab, könnte also allgemein nicht mehr berücksichtigt werden. Diese Vereinfachung ist zu rechtfertigen in Anbetracht der geringen Mächtigkeit des Septumteiles, vor allem auch wegen der Zusammenlagerung des *M. adductor magnus* mit den übrigen Adductoren, die einer Seitverschiebung erhebliche Widerstände böten. Die Versuchsreihen decken wegen der schon besprochenen kinematischen Verhältnisse einige Bahnkugelbereiche auf, in denen schon bei Annäherung der Zugresultierenden an die Drehachse (also bei stark auswärts gekreiselter Stellung) der Richtungssinn der Rollbewegung des Septumteils sich umkehrt (Abb. 14–16). Bei stärkster Außenkreiselung 40° wirkt der Muskel in Beugestellung durchwegs auswärtsrollend und nur bei Streckung im Gegensinn. Die Absolutwerte sind mit maximal 15 cmkg bescheiden. Für das nicht gekreiselte Schenkelbein bleiben noch einige isolierte Bereiche von auswärts rollender Wirkung im Höchstwert von — 5 cmkg. Die einwärts rollenden Momente erreichen in Streckstellung schon

Abb. 17

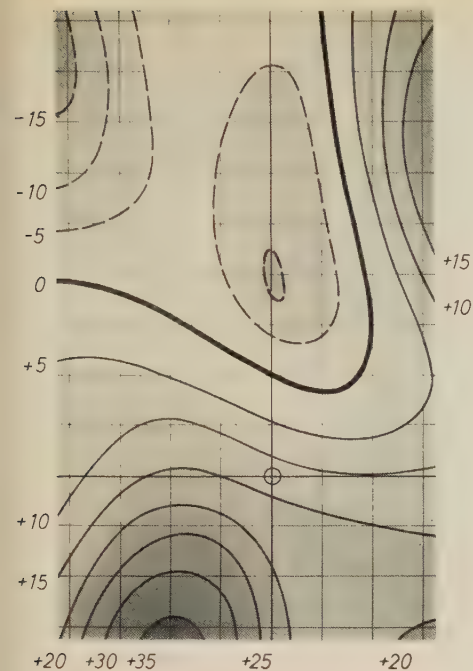


Abb. 17. Gesamtmomentenkurven beider Anteile für Außenkreiselung = -40° .

Abb. 18. Gesamtmomentenkurven für Außenkreiselung = -20° .

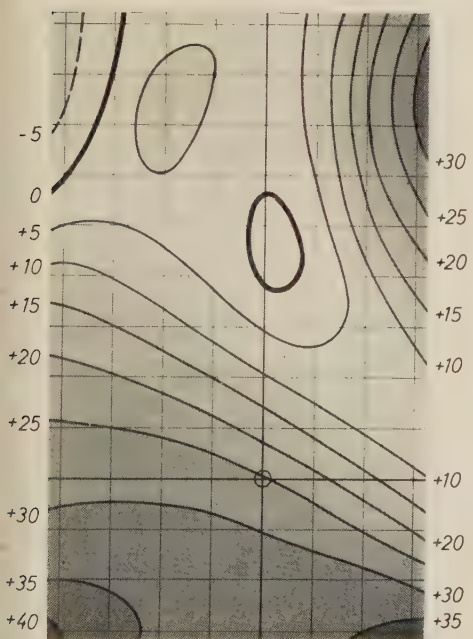


Abb. 18

Abb. 19. Gesamtmomentenkurven für Kreiselung = 0.

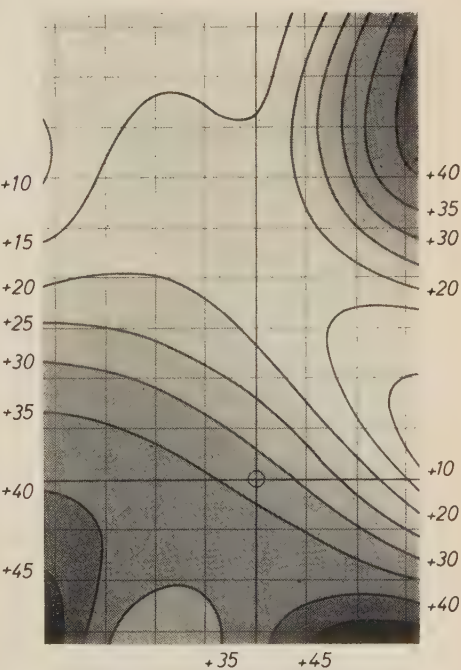


Abb. 19

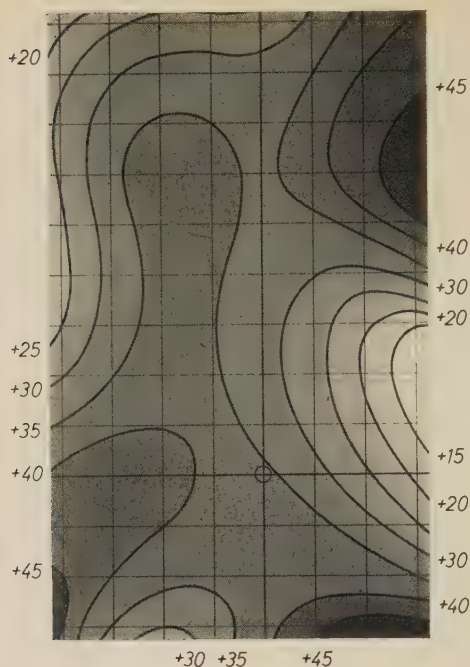


Abb. 20. Gesamtmomentenkurven für Innenkreiselung = + 20°.

+ 20 cmkg. Bei Einwärtskreiselung 40° weist auch der Septumteil nur noch einwärtsrollende Gebiete auf der Bahnkugel auf; der größte Betrag von + 35 cmkg ist hier in den Bereich starker Beugung gewandert.

Abschließend werden die Wirkungen aller untersuchten Muskelteile in den Abbildungen 17–21 vereinigt. Nur bei stärkster Außenkreiselung 40° sind nennenswerte Bereiche auswärtsrollender Wirkung anzutreffen. Ihrem Höchstwert bei stärkster Beugung und Abduktion von – 15 cmkg steht ein Höchstwert von + 35 cmkg des einwärtsrollenden Momentes bei stärkster Streckung gegenüber. Für Kreiselung – 20° sind die auswärtsrollenden Stellungen so gut wie verschwunden, das größte einwärtsrollende Moment auf 40 cmkg gewachsen. In nicht gekreiselter Haltung übt der Verband aller Muskeln rein einwärtsrollende Wirkung aus, die über den Bereich zwischen den Grenzen 10 und 45 cmkg schwankt. Kreiselt das Schenkelbein um 20° nach innen, so nimmt die mittlere Erhebung des Hügels zu, ohne daß die Grenzwerte sich merklich ändern. Erst

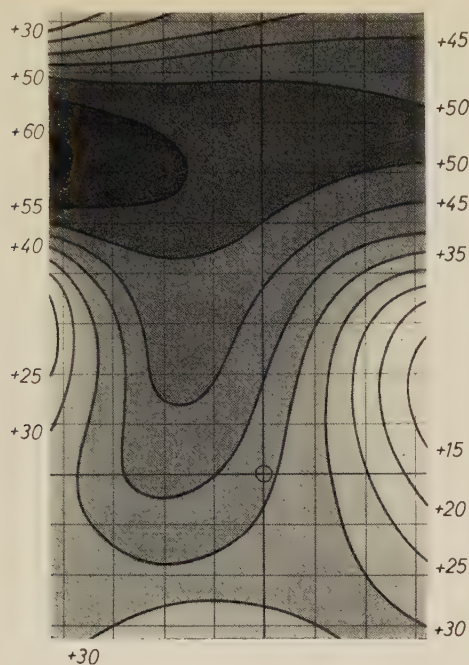


Abb. 21. Gesamtmomentenkurven für Innenkreiselung = $+ 40^\circ$.

bei stärkster Einwärtskreiselung 40° wächst das maximale Drehmoment unter weiterer Anhebung des Durchschnittswertes auf den absolut größten beobachteten Betrag von $+ 60$ cmkg an.

Ergebnis

Die an der Membrana vasto-adductoria angreifenden Muskeln bieten nicht nur präparatorisch, sondern auch versuchstechnisch erhebliche Schwierigkeiten. Ihre Rollwirkung ist schwer aus dem Zusammenspiel von Bewegungen im Hüftgelenk und Kniegelenk und der Kontraktion benachbarter Muskeln zu lösen. Um das Verhalten grundsätzlich zu klären, mußten daher vereinfachende Annahmen getroffen werden (Stillegung des Kniegelenkes, Fixierung der Sehne des *M. adductor magnus*). Daß die Versuche dennoch über eine rein qualitative Betrachtung hinausgehende Aufschlüsse gaben, zeigt das rein statisch nicht erklärbare antagonistische Verhalten der *Pars septalis mi. vasti tibialis* in verschiedenen Kreiselstellungen. Es kommen auswärtsrollende Momente vor, die bei

statischer Betrachtung allein verborgen blieben. Für das System der Membrana vasto-adductoria und den Septumteil des M. vastus tibialis überwiegen jedoch erwartungsgemäß die einwärtsrollenden Momente bei weitem. In 40° auswärtsgekreiselter Stellung, wo im M. iliopsoas und M. adductor magnus sehr starke auswärts rollende Momente über den ganzen Bewegungsumfang wirksam sind (v. Lanz und Hennig, 1953, 1957), ergeben sich in Beugestellung gleichsinnige Momente bescheidener Größe; sie werden von dem größten einwärtsrollenden Moment in Streckstellung zweifach übertroffen. Die durchweg geringen Werte der Drehmomente rühren nicht allein von den unansehnlichen Muskelquerschnitten, sondern vor allem von dem weit distalwärts verschobenen Ansatz der Muskeln her, der für Kraftbeugung des Oberschenkels vorteilhaft ist. Ein derartiger Ansatz bedeutet andererseits zunehmende Parallelstellung von Zugrichtung und Rollachse; im Grenzfalle der Parallelstellung kann aber kein Rollmoment mehr entstehen.

Zusammenfassung

1. Die konstruktive Form der Membrana vasto-adductoria, an welcher einerseits die Pars membranalis des M. adductor magnus und des M. adductor longus, andererseits die Pars membranalis des M. vastus tibialis angreift, wird qualitativ und quantitativ beschrieben und die ihr zukommende Rollwirkung auf das Hüftgelenk am Skeletphantom abgeleitet. Dem Membransystem im engeren Sinn kommen über den ganzen Bahnkugelbereich nur einwärtsrollende Drehmomente zu.

2. Die morphologischen und funktionellen Untersuchungen mußten auf die distalen Bündel (Pars septalis) des M. vastus tibialis ausgedehnt werden, da sie mit der Membrana vasto-adductoria funktionell eine Einheit bilden. Beide Anteile sind im allgemeinen Synergeten. Nur in stark auswärts gekreiselter Stellung des Hüftgelenkes verhält sich die Pars septalis m. vasti tibialis über beträchtliche Bereiche der Bahnkugel antagonistisch. In einem engen Bezirk kann sie sogar den Rollsinne des Gesamtsystems in Außenrollung verkehren.

3. Wenn auch die Absolutwerte im Vergleich mit dem M. iliopsoas und dem M. adductor magnus allgemein zurückstehen, so liefert das System der Membrana vasto-adductoria doch für die Grundstellung (Beugung = Abduktion \rightarrow Kreiselung = 0) den wichtigsten Beitrag

zum Einwärtsrollen. Während der M. iliopsoas hier das Moment + 20 cmkg, die Pars epicondylica m. adductoris magni nur + 10 cmkg stellen, erhöht das Membransystem mit einem Beitrag von + 33 cmkg den Gesamtwert auf + 63 cmkg.

4. Joessels Membran fügt sich nicht in die konstruktive Form der Membran ein. Sie vermittelt keine Einwirkung auf das Hüftgelenk.

Schrifttum

Benninghoff, A.: Lehrbuch der Anatomie des Menschen. München-Berlin 1942. — Henle, J.: Handbuch der Muskellehre. Braunschweig 1871. — Joessel, G.: Lehrbuch der topographisch-chirurgischen Anatomie I. Bonn 1884. — Kiesselbach, A.: Verh. anat. Ges. **50**, 147–162, 1952. — v. Lanz, T.: Verh. dtsch. orthop. Gesell. **37** (1949) 7–40. — v. Lanz, T., und A. Hennig: Z. Anat. **117** (1953) 382–409. — v. Lanz, T., und A. Hennig: Acta anat. **24** (1955) 5–15. — v. Lanz, T., und A. Hennig: Acta anat. **30** (1957) 420–429. — v. Lanz, T., und W. Wachsmuth: Praktische Anatomie I/4, Bein und Statik, Berlin 1938. — Rauber-Kopsch: Lehrbuch und Atlas der Anatomie des Menschen, Bd. **I**, Stuttgart 1955. — Sieglbauer, F.: Lehrbuch der normalen Anatomie des Menschen, Wien 1947.

Prof. Dr. Titus von Lanz
München-Obermensing
Feichthofstraße 27

Dr.-Ing. August Hennig
München 8
Prinzregentenstraße 98

**Die Lungenfrisch- und -trockengewichte
sowie das anatomische Lungenvolumen
bei der Albinoratte in verschiedenen Lebensaltern¹**

(Ein Beitrag zur Frage des postnatalen Lungenwachstums)

Von

J. Thierfelder

Mit 6 Abbildungen und 9 Tabellen

(Eingegangen am 8. August 1957)

Inhaltsübersicht

A. Einleitung und Problemstellung	287
B. Eigene Untersuchungen	288
I. Material und Methoden	288
a) Allgemeines	288
b) Bestimmung des maximalen Lungenluftvolumens.....	288
c) Bestimmung der Lungenfrischgewichte	289
d) Bestimmung des anatomischen Lungenvolumens	289
e) Bestimmung der Lungentrockengewichte	290
f) Physiologische Alterseinteilung der Albinoratte.....	290
II. Befunde.....	292
a) Das gesamte Lungenfrischgewicht	293
b) Das gesamte Lungentrockengewicht	293
c) Lungentrockengewicht insgesamt: Lungenfrischgewicht insgesamt.....	294
d) Das gesamte anatomische Lungenvolumen	294
e) Das spezifische Gewicht und das spezifische Volumen der gesamten Lunge	295
f) Die Frischgewichte der einzelnen Lungenlappen	295
g) Die Trockengewichte der einzelnen Lungenlappen	296

¹ Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

h) Die anatomischen Volumina der einzelnen Lungenlappen..	296
i) Die Anomalien in der Ausbildung der Lungenlappen	297
k) Das maximale Lungenluftvolumen	297
III. Diskussion und Literaturbesprechung	297
C. Zusammenfassung und Ergebnisse	311
Schrifttum	314

A. Einleitung und Problemstellung

In einer ersten Arbeit über das postnatale Lungenwachstum hatte Koellicker (1897) die Meinung vertreten, daß die Lunge nur durch Dehnung des lufthaltigen Gangsystems, d. h. hypertrophisch, wachse. In zahlreichen Untersuchungen der Folgezeit (histologischen, vergleichend-anatomischen, embryologischen und metrischen) entstanden dann eine große Anzahl von Theorien über dieses Problem, die wenig Einheitlichkeit aufwiesen. Doch glaubten bereits Broman (1923), Heiß (1936), Tiemann (1936), Hilber (1947), Engel (1950) u. a. annehmen zu können, daß auch noch nach der Geburt die Möglichkeit eines hyperplastischen Wachstums bestehe.

In einer größeren zusammenfassenden Arbeit befaßte sich Clemens (1955) mit diesem Problem. Er ging von der Voraussetzung aus, daß es möglich sei, das Problem des Wann und Wie des Lungenwachstums durch metrische Methoden zu erfassen. Hierzu führte er die Methode der Messung des maximalen Lungenluftvolumens ein und machte den Versuch, von der Größe dieses Wertes auf die Art und den Zeitpunkt des Wachstums zu schließen. Clemens kommt zu dem Ergebnis, daß bis zum Ende des ersten Drittels der Jugendzeit bei der Wildratte ein hyperplastisches Wachstum möglich sei.

Zur Ergänzung seiner Untersuchungen über das Lungenwachstum auf metrischer Basis fehlen bisher Untersuchungen über das postnatale Verhalten der anatomischen Lungenvolumina, der Lungenfrisch- und -trockengewichte an der gleichen Tierart, selbst wenn beide Größen für sich allein keinen endgültigen Aufschluß über die Art des postnatalen Lungenwachstums geben können. Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit diesem Problem.

Gleichzeitig sollte am gleichen Tiermaterial ein Gesamtüberblick über alle metrischen Größen der Lunge gegeben werden, die eine Bedeutung für das Wachstum haben können. Deshalb nahm Rufer (1958) in einer parallellaufenden Arbeit am gemeinsamen Tier-

material die Bestimmung der Thoraxgröße und der Zwerchfellfläche vor, um auch über das Wachstum der natürlichen Begrenzungen der Lunge einen Anhalt zu gewinnen.

B. Eigene Untersuchungen

I. Material und Methoden

a) Allgemeines

Zur Untersuchung gelangten 102 Albinoratten (54 Männchen und 48 Weibchen) mit einem Körpergewicht von 6—297 g. In der Gewichtsklasse von 70—90 g waren 10 Tiere (je 5 Männchen und Weibchen) einer fremden Zucht vertreten. Eine gleichmäßige Altersverteilung der Geschlechter wurde angestrebt, aber nicht ganz erreicht. Die Menge des zu untersuchenden Materials wurde in den unteren Gewichtsklassen absichtlich größer gewählt als in den oberen, da die zu erwartenden stärkeren Veränderungen in die Jugendzeit fallen dürften. Die Tiere befanden sich durchweg in gutem Ernährungszustand und lebten alle unter gleichen äußeren Bedingungen. Gehäufte Lungeninfektionen und Abszesse konnten in Übereinstimmung mit Jackson und Stewart (1918) sowie Donaldson (1924) mit steigendem Alter festgestellt werden. Besonderes Augenmerk wurde deshalb auf die Elimination kranken Materials gerichtet. Die Elimination des kranken Materials bedingt den relativen Mangel einer größeren Anzahl männlicher Tiere im Bereich von 140—180 g Körpergewicht. Folgende Daten wurden zur Klassifizierung des Tiermaterials ermittelt:

1. Das kalendermäßige Alter (soweit erfaßbar).
2. Das Körpergewicht in Gramm, ohne Kot und Mageninhalt (bei Tieren bis 30 g auf 0,1 g, darüber auf 0,5 g genau).
3. Die Körperlänge in Millimetern, gemessen auf der ventralen Seite von der Nasenspitze über Brustbein und Linea alba bis zur Afteröffnung.

In einer parallellaufenden Arbeit wurden die markierten Tiere vor der Tötung von Rufer (1958) geröntgt.

b) Bestimmung des maximalen Lungenluftvolumens

Die Tiere wurden mit Chloroform narkotisiert und unter Aufrechterhaltung der Narkose nach Eröffnen der Carotiden durch Ausbluten getötet. Im Anschluß wurden die Tiere (ohne Eröffnung

des Brustkorbes) an die Meßapparatur zur Bestimmung des maximalen Lungenluftvolumens nach Clemens (1955) angeschlossen. Die Bestimmung erfolgte durch Herstellen eines Druckausgleiches zwischen einem bekannten und einem unbekannten Volumen entsprechend der Formel:

$$V_x = \frac{V_b}{\frac{p_1}{p_2} - 1}.$$

In dieser Formel bedeuten:

V_x das unbekannte Volumen der Rattenlunge,

V_b das bekannte Vergleichsvolumen,

p_1 den in der Lunge hergestellten Überdruck,

p_2 den auf das bekannte Volumen ausgeglichenen Überdruck.

Die Gültigkeit der Formel umfaßt bei der Rattenlunge nach den Angaben von Clemens den Bereich von 80–110 cm/H₂O Überdruck. Durch die Bestimmung des maximalen Lungenluftvolumens mit einem Überdruck wurde gleichzeitig eine größere Blutleere der Lungen erzielt.

c) Bestimmung der Lungenfrischgewichte

Die Lungen wurden im folgenden Arbeitsgang aus dem Thorax exentert, in die einzelnen Lappen zerlegt und, ohne vorher irgendwie gereinigt worden zu sein, gewogen. Die Meßgenauigkeit betrug 0,1 mg.

d) Bestimmung des anatomischen Lungenvolumens

Die Bestimmung des anatomischen Lungenvolumens erfolgte nach dem Prinzip der Wasserverdrängung. Anfangs wurde hierzu eine 20-cm³-Rekordspritze mit einem in einen Gummistopfen eingepaßten Steigrohr verwandt. Das Steigrohr war mit einer 0,01-ml-Skala versehen. Die Messung erfolgte nach dem Prinzip der Überlaufmethode. Die Einstellgenauigkeit war jedoch, insbesondere für kleine Lungen, nicht ausreichend genug. Deshalb wurde für dieses Material eine 5-cm³-Spritze mit einem Metallstopfen unter Verwendung des gleichen Steigrohrs konstruiert.

Der durchschnittliche Meßfehler betrug bei Testmessungen (von zwei Untersuchern vorgenommen) für die 20-cm³-Spritze etwa $\pm 0,05$ ml, für die 5-cm³-Spritze $\pm 0,01$ ml. Das Gesamtvolumen

der Lungen wurde durch Addition der einzelnen Lappenvolumina ermittelt.

e) Bestimmung der Lungentrockengewichte

Hierbei verwendete ich zwei Methoden:

1. Trocknung der Lunge unter Verreibung mit einer auf 0,1 mg genau gewogenen Menge Seesand bis zur Gewichtskonstanz. Die Trockengewichte wurden aus der Differenz der Gewichte ermittelt.
2. Trocknung der zerkleinerten Lunge auf Fließpapier, das auf 0,1 mg genau gewogen war, bis zur Gewichtskonstanz. Die Trockengewichte wurden aus der Differenz der Gewichte ermittelt.

Es wurde ausgeglühter Seesand bzw. vorgetrocknetes Fließpapier benutzt, um Fehler durch im Material enthaltene Feuchtigkeit zu vermeiden. Grundsätzlich lieferten beide Methoden die gleichen Ergebnisse. Zu einer ähnlichen Feststellung gelangte auch Mertz (1936).

Der durchschnittliche Verlust beim Verreiben des Seesandes betrug 1,0–1,5 mg. Deshalb erschien die Fließpapiermethode für kleinere Tiere geeigneter und wurde dementsprechend angewendet. Großer Wert ist auf eine sorgfältige Zerkleinerung der Lungen zu legen.

Die durchschnittliche Trockenzeit (60° C; Trockenschrank) betrug etwa 8 Tage, bei Trocknung auf Fließpapier etwa einen Tag länger. Die Trocknungstemperatur von 60° C wurde gewählt, um eventuell auftretende Wärmewirkungen, die nicht nur durch einen Feuchtigkeitsentzug bedingt sind, auszuschalten (Stickstoffverluste, Verkohlungen usw.).

f) Physiologische Alterseinteilung der Albinoratte

Analog zu Clemens (1955) wurde gemeinsam mit Rufer (1958) der Versuch einer physiologischen Alterseinteilung unternommen. Eine solche Einteilung erwies sich als notwendig, da sich das Tiermaterial je nach Stand der Entwicklung bei der Geburt und den unterschiedlichen Bedingungen der äußeren Lebensweise (Wurfgröße usw.) verschieden verhält.

Die norwegische Wanderratte zeigt bei beiden Geschlechtern bis zu einem Körpergewicht von über 220 g dem Alter entsprechend

stets ein geringeres Gewicht als die Albinoratte (Donaldson, 1924). Die Angaben von Clemens über *Rattus norvegicus* müssen daher für die Albinoratte sinngemäß abgewandelt werden. Im einzelnen ist festzustellen:

Die Geburtsgewichte für die Albinoratte betragen für Männchen 4,7 g und für Weibchen 4,6 g. Die Länge ist bei beiden Geschlechtern gleich und beträgt 45 mm.

Für das Ende der Säuglingsperiode bei *Rattus norvegicus* gibt Clemens etwa den 35. Lebenstag an. Als besondere Kriterien der Säuglingsperiode fand er neben dem Haarkleidwechsel und dem Mageninhalt (koagulierte Milch oder Mischkost) die Durchbruchzeiten der einzelnen Zähne. Diese Zeiten stimmen bei beiden Rassen überein (Shour and Massler, 1949; Davis, 1951). Der Durchbruch des letzten Molaren am 35. Tag nach der Geburt gibt somit das Ende der Säuglingsperiode der Albinoratte wie auch der norwegischen Wanderratte an. Am Ende dieser Zeit beträgt das Körpergewicht der Albinoratten bei Männchen und Weibchen etwa 55 g, die Länge erreicht 130 bzw. 125 mm. Vom 25. bis 120. Tag liegt nach den Angaben von Slonaker (1912) eine besondere Aktivitätsperiode vor. Dieser Befund zeigt, daß bei der Albinoratte eine scharfe Trennung der einzelnen Altersperioden (Säuglingsperiode, Jugendzeit und Reifungsperiode), die in diesen Bereich fallen, nicht ausgeprägt ist (wahrscheinlich Folge der Domestikation). Die Aussage von Slonaker stellt die einzig sicher verwertbare Angabe über den genannten Zeitabschnitt dar. Ergänzend hierzu kann der Zeitpunkt der Perforation der Vagina angegeben werden, der bei der Mehrzahl der Tiere nach Long und Evans (1922) mit dem 72. Lebenstag gegeben ist (Ende Jugendzeit, Anfang Reifungsperiode; vgl. auch Clemens, 1955). Die Entwicklung der Gonaden gibt keinen sicheren Aufschluß, da die Angaben in weiten Grenzen schwanken (Lit. bei Donaldson, 1924).

Für das Ende der Reifungsperiode findet Clemens keine gleichstrenge Abgrenzung wie in den vorhergehenden Lebensabschnitten. In diesen Zeitraum fällt bei der Wanderratte die Ausbildung des Hochzeitskleides (Becker, 1952). An der weißen Ratte läßt sich eine ähnliche Feststellung nicht erheben, doch scheint hier das Ende der Aktivitätsperiode nach Slonaker eine ungefähre Begrenzung zu schaffen. Die Reifungsperiode erschiene dann gegenüber den Angaben von Clemens für die Wanderratte bei der Albinoratte um etwa 20 Tage verkürzt.

Unter Berücksichtigung der Unterschiede beider Rattenarten können die Gewichte der Albinoratte für das Ende der Jugendzeit mit etwa 125 g für Weibchen und 145 g für Männchen, für das Ende der Reifungsperiode mit etwa 170 g für Weibchen und 190 g für Männchen angesetzt werden.

Die Gewichtswerte wurden aus dem von Donaldson (1924) angegebenen Normendiagramm übernommen.

Tabelle 1

Lebensalter	Rattus norveg (Clemens 55).		Lebensalter	Albinoratte	
	♂	♀		♂	♀
Geburt	4,4 g 50 mm	4,6 g 50 mm	Geburt	4,7 g 45 mm	4,6 g 45 mm
SP:	40 g	45 g	SP:	55 g	55 g
0 bis 35. Tag	114 mm	120 mm	0 bis 35. Tag	130 mm	125 mm
JZ:	109 g	95 g	JZ:	145 g	125 g
35. bis 77.	170 mm	160 mm	35. bis 72. Tag	185 mm	170 mm
77. (84.) Tag					
RP:	180 g	145 g	RP:	190 g	170 g
(84.) bis	200 mm	190 mm	72. bis	200 mm	185 mm
150. (160.) Tag			120. Tag		
HdL:	345 g	262 g	HdL:	?	?
160. Tag bis	243 mm	223 mm	?		
18. Monat					

SP = Säuglingsperiode — JZ = Jugendzeit — RP = Reifungsperiode
HdL = Höhe des Lebens.

Die Einteilung und Definition der einzelnen physiologischen Lebensabschnitte wurden von Clemens übernommen, für die Begrenzung der einzelnen Altersperioden bezog ich mich auf die oben angegebenen Autoren.

II. Befunde

Bei den zu besprechenden Kurven handelt es sich um Mittelwertskurven. Die Klassenbreite der einzelnen Gruppen beträgt jeweils 20 g Körpergewicht. Das Tiermaterial jenseits der 220-g-Grenze ist in eine Gruppe zusammengefaßt worden. Aus den absoluten Werten sind die relativen Werte (Indexwerte) für ein Körpergewicht = 100

ermittelt worden, um dadurch eine bessere Vergleichsmöglichkeit zwischen verschieden alten Tieren zu erreichen.

a) Das gesamte Lungenfrischgewicht (Abb. 1, Tabelle 4)

Das durchschnittliche Lungenfrischgewicht beträgt bei der Geburt 100 mg. Es vervierfacht sich bis zum Ende der Säuglingsperiode und erreicht bei Tieren von 90 g Körpergewicht das 7,5fache des Geburtswertes der Lunge. Anschließend (von 90–130 g Körpergewicht) folgt eine Periode, in der das Gewichtswachstum der Lunge gegenüber dem ersten Altersabschnitt verringert ist (Weibchen weniger ausgeprägt als Männchen). Das Lungenfrischgewicht beträgt bei Tieren von 130 g Körpergewicht das 8,3fache des Geburtswertes. Es vermehrt sich in der Reifungsperiode wieder etwas stärker bis auf das 12,5fache und erreicht in der Höhe des Lebens das 13,5fache des ursprünglichen Wertes. Das Lungenfrischgewicht vermehrt sich:

- innerhalb der Säuglingsperiode um das 4fache,
- innerhalb der Jugendzeit um das 2,1fache,
- innerhalb der Reifungsperiode um das 1,5fache,
- innerhalb der Höhe des Lebens um das (1,1fache).

Die Lungenfrischgewichte der Weibchen liegen über 100 g Körpergewicht deutlich höher als die der Männchen. Der prozentuale Anteil des Lungenfrischgewichtes am Körpergewicht ist bei kleinen Tieren bedeutend höher als bei großen (1,5% bzw. 0,6%). Ein etwa proportionales Verhältnis zwischen Körpergewichts- und Lungenwachstum stellt sich bei Tieren mit einem Körpergewicht über 130 g (etwa Ende der Jugendzeit) ein.

b) Das gesamte Lungentrockengewicht (Abb. 2, Tabelle 4)

Das durchschnittliche Lungentrockengewicht beträgt bei der Geburt 18–20 mg. Es steigt analog den Frischgewichten bis zum Ende der Säuglingsperiode auf das 4fache an und erreicht bei Tieren von 90 g Körpergewicht den 7fachen Wert des Lungentrockengewichtes bei der Geburt. Der Gewichtszuwachs der Trockensubstanz vermindert sich gegen das Ende der Jugendzeit ähnlich wie bei den Frischgewichten und erreicht dann nur den 8,5fachen Ausgangswert. Eine zweite Phase starken Wachstums findet sich bei Tieren mit einem Körpergewicht von 130–200 g. Das Lungen-

trockengewicht erreicht am Ende der Reifungsperiode das 13,5fache, in der Höhe des Lebens das 14,7fache des Geburtsgewichtes. Das Trockengewicht vermehrt sich:

- innerhalb der Säuglingsperiode um das 4fache,
- innerhalb der Jugendzeit um das 2,3fache,
- innerhalb der Reifungsperiode um das 1,6fache,
- innerhalb der Höhe des Lebens um das (1,1fache).

Der prozentuale Anteil des Trockengewichtes am Körpergewicht ist bei kleinen Tieren (0,3%) höher als bei großen (0,13%). Ein proportionales Verhältnis zum Körpergewichtswachstum findet man, wie bei den Frischgewichten, etwa vom Ende der Jugendzeit an.

c) Lungentrockengewicht insgesamt: Lungenfrischgewicht insgesamt
(Tabelle 8)

Der prozentuale Anteil des Lungentrockengewichtes am Lungenfrischgewicht nimmt mit steigendem Alter und Körpergewicht zu, entsprechend nimmt der Anteil des Wassers ab. Die stärkste Trockensubstanzzunahme zeigt sich bei Tieren von 70–170 g Körpergewicht. Sie erfolgt etwa linear. Das Verhältnis (Trockengewicht: Frischgewicht) bleibt ab 170 g Körpergewicht nahezu konstant. Die individuellen Schwankungen vergrößern sich jedoch. Geschlechtsunterschiede bestehen nicht.

d) Das gesamte anatomische Lungenvolumen (Abb. 3, Tabelle 4)

Das anatomische Lungenvolumen setzt sich aus zwei Komponenten zusammen, dem Luftanteil (Residualluft) und dem Anteil des Lungengewebes. Der Kurvenverlauf ähnelt dem der Lungenfrischgewichte, ist jedoch nicht so charakteristisch ausgeprägt. Das anatomische Lungenvolumen, das bei Geburt etwa 0,2 ml beträgt, vermehrt sich in der Säuglingsperiode um das 4,4fache. Am Ende der Jugendzeit wird das 8,4fache des Geburtsvolumens erreicht. In der Reifungsperiode nimmt das anatomische Lungenvolumen bis auf das 10fache und in der Höhe des Lebens bis auf das 12,3fache des ursprünglichen Wertes zu. Es vermehrt sich:

- innerhalb der Säuglingsperiode um das 4,4fache,
- innerhalb der Jugendzeit um das 1,9fache,
- innerhalb der Reifungsperiode um das 1,2fache,
- innerhalb der Höhe des Lebens um das (1,2fache).

Geschlechtsunterschiede bestehen nicht. Die relative Größe der anatomischen Lungenvolumina ist bei kleinen Tieren bedeutend größer als bei großen (3,5 bzw. 1,1). Ein nahezu proportionales Verhalten zwischen Körpergewichts- und Lungenvolumenwachstum findet man bei Tieren mit einem Körpergewicht über 170 g.

e) Das spezifische Gewicht und das spezifische Volumen der gesamten Lunge

Das spezifische Gewicht wird aus dem Frischgewicht und dem anatomischen Volumen der kollabierten Lunge errechnet $\left(\frac{FG}{AV}\right)$. Bei dieser Berechnung zeigt sich eine leichte Zunahme des spezifischen Gewichtes von 30 g Körpergewicht an (0,41) bis zum Ende der Reifungsperiode (0,6). Diese Zunahme erfolgt nahezu linear. In der Höhe des Lebens nimmt das spezifische Gewicht wieder ab (0,54). Der reziproke Wert des spezifischen Gewichtes, das spezifische Volumen $\left(\frac{AV}{FG}\right)$, zeigt dementsprechend von 30 g Körpergewicht an (2,4) bis zum Ende der Reifungsperiode (1,6) eine abnehmende Tendenz (s. auch S. 299), in der Höhe des Lebens erfolgt ein Wiederanstieg dieses Wertes auf 1,8. Die hier angegebenen Werte stellen Mittelwerte dar, die individuelle Schwankungsbreite ist recht groß. Die angegebenen Veränderungen liegen teilweise innerhalb der Schwankungsbreite.

f) Die Frischgewichte der einzelnen Lungenlappen

(Abb. 4, Tabelle 5)

Grundsätzlich kann gesagt werden, daß die einzelnen Lungenlappen ein über alle Altersklassen etwa konstantes Verhältnis aufweisen und sich damit auch in ihren Wachstumstendenzen gleich verhalten. Im einzelnen fällt auf:

Die rechte Lunge zeigt einen Anstieg ihres Anteiles am gesamten Frischgewicht der Lunge mit zwei Gipfeln bei 70 und 190 g Körpergewicht. Diese Gipfel decken sich mit den Phasen des stärkeren Anstieges des Lungengesamtgewichtes. Der Gesamtanteil der rechten Lunge nimmt aber trotz dieses zweimaligen gipfförmigen Anstieges gegenüber dem der linken Lunge mit zunehmendem Alter und Körpergewicht leicht ab. Ein über das allgemeine Maß der Ab-

nahme der rechten Lunge hinausgehendes prozentuales Gewichtsdefizit zeigt der rechte Oberlappen. Sein Anteil sinkt von 12 auf 10%. Um den gleichen Betrag steigt der Anteil des Herzlappens (8 auf 10%).

In der Reihenfolge linke Lunge, rechter Unterlappen, rechter Mittellappen, rechter Oberlappen und Herzlappen ist das Verhältnis der einzelnen Lungenlappen untereinander in der Jugend etwa: 14:12,5:5,5:5,5:3 und im Alter 15:12:5:4:4. Das Verhältnis rechte zu linker Lunge beträgt 2:1. Die individuellen Schwankungen sind hierbei ziemlich weit.

g) Die Trockengewichte der einzelnen Lungenlappen

(Abb. 5, Tabelle 6)

Die Trockengewichtsanteile zeigen ein durchaus ähnliches Verhalten wie die der Frischgewichte. Auch bei ihnen fällt eine Gipfelbildung der rechten Lunge bei 70 und 190 g Körpergewicht auf. Trotzdem zeigt sich mit zunehmendem Alter auch hier eine leichte Abnahme des Gesamtanteils der rechten Lunge. Der rechte Oberlappen und der rechte Unterlappen werden am stärksten von der Abnahme des prozentualen Anteils der rechten Lunge betroffen. Der Herzlappen zeigt den gleichen Anstieg von 8 auf 10% wie bei den Frischgewichten. Die entsprechenden Verhältniszahlen für die Trockengewichtsanteile lauten: 14:12:5,5:5,5:3 in der Jugend und 15:11:5,5:4,5:4 im Alter. Das Verhältnis rechte zu linker Lunge beträgt 2:1.

h) Die anatomischen Volumina der einzelnen Lungenlappen

(Abb. 6, Tabelle 7)

Die anatomischen Volumina der einzelnen Lungenlappen zeigen im groben konstante Verhältnisse. Die sich ergebenden stärkeren Schwankungen dürften eine Erklärung in der größeren Fehlerbreite der Methodik finden. Die Gipfelbildung der rechten Lunge prägt sich hier noch stärker aus; der Gesamtanteil nimmt jedoch mit zunehmendem Alter ab. Die Zunahme des Herzlappenanteils ist prinzipiell zwar vorhanden, aber nicht sehr deutlich ausgeprägt. Die stärkste Abnahme zeigt der rechte Oberlappen. Die Verhältniszahlen lauten in der Jugend 18:14:8:6,5:3,5 und im Alter 20:14,5:6,5:5:4. Das Verhältnis rechte zu linker Lunge beträgt 1,5:1.

i) Die Anomalien in der Ausbildung der Lungenlappen

In zwei Fällen (2%) war bei jugendlichen Tieren (Nr. 10 und 24) der Herzlappen nicht regelrecht ausgebildet. Seine Anlage war rudimentär und mit dem Unterlappen verwachsen. Bei Tier Nr. 10 zeigt sich dabei weder am Unterlappen noch am Gesamtgewicht ein über die normale Schwankungsbreite hinausgehendes, abweichendes Verhalten; doch bewegt sich der Wert des Gesamtgewichtes der Lungen an der unteren Grenze der Norm. Bei dem älteren Tier, Nr. 24, liegt das Gewicht des Unterlappens an der oberen Grenze der Norm, das Gesamtlungengewicht zeigt keinerlei Veränderungen. Dieser Befund mag sich aus den größeren Kompensationsmöglichkeiten erklären, die durch die längere Lebensdauer gegeben sind, zumal der Herzlappen für die anfänglichen Lebensperioden eine nur geringe Bedeutung für die Atmungsfunktion hat. Letzteres drückt sich auch darin aus, daß der Herzlappen in der Tiergruppe bis 20 g Körpergewicht, die 12 Tiere umfaßt, in 4 Fällen (33,3%) nicht beatmet war. Jenseits der 20-g-Grenze war die Schwimmprobe auch am Herzlappen stets positiv. Dies spricht auch für ein anfänglich bestehendes Mißverhältnis zwischen Lungengröße und Thoraxraum.

k) Das maximale Lungenluftvolumen

Die von mir gefundenen Werte stimmen größenordnungsmäßig gut mit den von Clemens an Wanderratten gefundenen überein. Auf eine genaue Diskussion dieser Ergebnisse wird verzichtet, da zur Bewertung des maximalen Lungenluftvolumens noch andere Ergebnisse (Thorax- und Zwerchfellmasse, Rufer) benötigt werden. Diese Bestimmung wurde hauptsächlich vorgenommen, um auch für die Albinoratte eine exakte Kenntnis dieser Größe zu besitzen. Die Auswertung der Ergebnisse muß einer späteren Arbeit vorbehalten werden.

III. Diskussion und Literaturbesprechung

Tabelle 2 zeigt die Vermehrung der Trockengewichte, Frischgewichte und der anatomischen Volumina der gesamten Lunge innerhalb der einzelnen Altersperioden.

In der Säuglingsperiode weist das Lungenfrischgewicht, das Lungentrockengewicht und das anatomische Volumen die jeweils stärkste Vermehrung auf. Das anatomische Volumen vermehrt sich dabei geringfügig stärker als die Lungengewichte. In der Jugendzeit

Tabelle 2

	Trockengewicht	Frischgewicht	Anat. Vol.
SP	4,0fach	4,0fach	4,4fach
JZ	2,3fach	2,1fach	1,9fach
RP.....	1,6fach	1,5fach	1,2fach
HdL	1,1fach	1,1fach	1,2fach

SP = Säuglingsperiode — JZ = Jugendzeit — RP = Reifungsperiode —
HdL = Höhe des Lebens

ist die Zunahme der anatomischen Volumina bereits geringer als die der Lungenfrisch- und -trockengewichte.

Die Lungengewichte nehmen anfänglich gleichmäßig zu. In der Jugendzeit überwiegen jedoch die Trockengewichte. Das findet sich in etwas geringerem Maße auch in der Reifungsperiode. In der Höhe des Lebens nehmen beide Werte wieder im gleichen Verhältnis zu. Noch deutlicher zeigt sich dieses unterschiedliche Verhalten an den Werten des prozentualen Anteils des Trockengewichtes am Frischgewicht. Sie steigen von 70 bis 170 g Körpergewicht um etwa $\frac{1}{6}$ von 18,5 auf 21,5%. In der Höhe des Lebens ist eine sicher meßbare weitere Änderung dieses Wertes nicht mehr festzustellen. Entsprechend der Zunahme der Trockengewichte nimmt der Wassergehalt des Lungengewebes ab. Eine Änderung des Wassergehaltes des Bindegewebs- und Gefäßanteils der Lunge, der gegenüber dem epithelialen Anteil die Hauptmenge des Lungengewebes stellt, muß auf ein verstärktes Auftreten trockensubstanzreicherer Zwischensubstanz, das ist meines Erachtens das Fasermaterial, zurückzuführen sein. Sein verstärktes Auftreten kann im Sinne einer Ausdifferenzierung dieses Lungengewebeanteils bewertet werden. Für eine solche positive Deutung der Trockensubstanzzunahme spricht auch die Konstanz des Verhältnisses Lungenfrisch:Lungentrockengewicht in der Höhe des Lebens. Der sehr frühe Zeitpunkt dieses Vorganges kann gegen die Annahme von Altersveränderungen im negativen Sinne (Trockensubstanzvermehrung durch sklerotisierende Prozesse, Verkalkung usw.) angeführt werden.

Das anatomische Lungenvolumen setzt sich aus zwei Komponenten zusammen, dem Gewebeanteil und dem Luftanteil. Der Luftanteil drückt sich in den Gewichtsbeziehungen nicht merklich aus, da das Gewicht der in der Lunge enthaltenen Luft wegen seines geringen Wertes praktisch vernachlässigt werden kann. Durch die

mathematische Beziehung des spezifischen anatomischen Volumens läßt sich somit leicht ein Äquivalentmaß für den Luftgehalt der Lunge finden. Maßgebend für die Veränderungen des anatomischen Lungenvolumens und damit für den Luftgehalt der kollabierten Lunge muß u. a. die Elastizität des Lungengewebes sein. Dieser Einfluß wird durch die vorhergehende maximale Dehnung der Lunge durch die Bestimmung des maximalen Lungenluftvolumens noch verstärkt, da bei schlecht ausgereiftem elastischen Gewebe die Lunge unter den Bedingungen der maximalen Anspannung zu einer Überdehnung neigt (vgl. Engel, 1950). Das spezifische anatomische Lungenvolumen wird somit dann größer erscheinen, wenn die elastischen Kräfte nicht ausreichen, diese Überdehnung rückgängig zu machen. Die Elastika ist in der Säuglingsperiode schlechter ausgebildet. Das geht einmal aus der schlechteren Darstellbarkeit mit spezifischen Färbungsmethoden (Linser, 1900; Engel, 1950; v. Hayek, 1953, u. a.) und zum anderen aus der autoptischen Beobachtung der schlechteren Retraktion der Säuglingslunge bei Eröffnung des Thorax hervor. Selbst nach vollendeter Ausbildung der elastischen Struktur kann eine weitere Zunahme der elastischen Kräfte durch Dickenzunahme der einzelnen Fasern erreicht werden. Die Abnahme des spezifischen Lungenvolumens in der Jugendzeit und der Reifungsperiode deutet eine solche Zunahme der elastischen Kräfte an. Sie stimmt recht gut mit der Periode der Trockensubstanzzunahme (s. o.) überein und könnte gleichfalls im Sinne einer funktionellen Ausdifferenzierung gedeutet werden. In der Höhe des Lebens steigt der Wert des spezifischen anatomischen Lungenvolumens wieder an und weist damit auf ein Nachlassen der Retraktionskraft der Lunge hin. Es muß bei diesen Feststellungen jedoch nochmals betont werden, daß die statistische Signifikanz dieser Veränderungen wegen der großen individuellen Schwankungsbreite nicht restlos sichergestellt werden konnte. Auf eine Besprechung des spezifischen Gewichtes kann verzichtet werden, da sie zu den gleichen Schlüssen führt.

Das Verhältnis der rechten zur linken Lunge, das bei den anatomischen Volumina nur 1,5 zu 1 beträgt, drückt aus, daß die in 4 Lappen unterteilte rechte Lunge sich etwas stärker retrahiert als die linke (Verhältnis bei den Gewichten 2:1). Eine sichere Erklärung kann dafür nicht gegeben werden, möglicherweise wäre an Unterschiede in der Stärke des kollagenen Gerüstes zu denken. Verwertbare Untersuchungen auf diesem Gebiet liegen leider nicht vor.

Das Wachstum der einzelnen Lungenlappen erfolgt fast gleichmäßig. Die Verschiebung der Verhältnisse zugunsten der linken Lunge könnte eine Erklärung in dem Raumverlust finden, den die rechte Lunge durch die Unterteilung in Lappen erfährt, da dieser Raumverlust sich mit wachsender Größe der Lunge gleichfalls stark vergrößert. Eine deutliche Abweichung vom gleichmäßigen Wachstum findet sich nur beim rechten Oberlappen und beim Herzlappen. Der Herzlappen erfährt eine kompensatorische Vergrößerung in dem Maße, wie der prozentuale Anteil des Oberlappens hinter den allgemeinen Wachstumstendenzen zurückbleibt. Das Sistieren des Oberlappenwachstums findet eine Erklärung in der Raumbegrenzung, der dieser Lappen im oberen Thoraxabschnitt, dessen Rippenknorpel zuerst verknöchern, unterworfen ist. Der untere Thoraxabschnitt hat dagegen durch das Zwerchfell mehr Ausgleichsmöglichkeiten (Rufer), die sich am Herzlappen (als dem am tiefsten gelegenen Lappen) am deutlichsten bemerkbar machen.

Vergleichbare Werte am gleichen Tiermaterial finden sich für die Lungengewichte bei Jackson (1913), Donaldson (1924), Mertz (1936) und Cohn (1939, 1940). Die Ergebnisse von Donaldson bzw. Hatai sind bei Donaldson (p. 213) für männliche Tiere in einem Diagramm zusammengestellt. In diesem Diagramm zeigt die Zunahme der Lungengewichte Abweichungen von einem geradlinigem Verlauf in negativer Richtung im Bereich von 100–120 g Körpergewicht sowie von 200–250 g Körpergewicht. Dieser Befund ist auch an meinem Material zu erheben (die 10 fremden Tiere sind hieran nicht signifikant beteiligt). Die Abweichung bei 200 g Körpergewicht stellt sich ebenfalls bei Cohn sehr deutlich dar, so daß dieses Ergebnis absolut gesichert erscheint. Das Material von Jackson ist für diese Beobachtung nicht genügend kontinuierlich, da er seine Untersuchungen auf Wurfbasis vornahm. Das Beobachtungsgut von Mertz ist vergleichsweise zu klein (35 Wanderratten) und größenordnungsmäßig von allen anderen Untersuchungen stark unterschieden, da es sich um nicht ausgeblutete Lungen handelt. Zur Beurteilung von Wachstumsunterschieden ist es daher nur bedingt verwertbar.

Das Wachstum der Lunge scheint trotzdem prinzipiell in seiner Stärke der von Hatai aufgestellten Formel zu folgen, die jedoch eine geradlinige Zunahme voraussetzt; es treten aber wie gezeigt konstante Abweichungen auf, die einen leicht phasenförmigen Kurvenverlauf nahelegen.

Mertz untersuchte neben dem Lungenfrischgewicht auch die Lungentrockengewichte, um Fehler, die durch den Blutgehalt verursacht werden, zu eliminieren. Sie glaubt, daß der Trockensubstanzgehalt des Blutes gegenüber dem der Lunge nicht ins Gewicht falle. Tatsächlich enthält aber das Blut ca. 20% Trockensubstanz (14,5–16 g % Hb und 4–7 g % Serumeiweiß) und erreicht somit fast den Trockensubstanzgehalt der Lunge. Die von Mertz aufgestellte Behauptung ist also nicht stichhaltig. Ihre Lungentrockengewichtsangaben liegen deshalb zu hoch. Sie findet für den prozentualen Anteil der Trockengewichte am Frischgewicht einen konstanten Mittelwert von 20,93%. Diese Angabe trifft nur für Tiere jenseits 170 g Körpergewicht zu. Mit Ausnahme von 3 Tieren liegt ihr Tiermaterial auch tatsächlich jenseits dieser Grenze. Der etwas niedrigere Endwert fällt in den Bereich der Schwankungsbreite.

Donaldson beschreibt die relative Größe der Lungenfrischgewichte. Bis 130 g Körpergewicht findet er eine starke Abnahme. Später nehmen Lungengewicht und Körpergewicht annähernd proportional zu. Mertz gibt für die relative Größe der Lungenfrisch- und -trockengewichte eine Konstante an. Diese Aussage gilt aber nur für ein Tiermaterial, das jenseits der 130-g-Grenze liegt, und darf nicht verallgemeinert werden.

Vergleichswerte für das Verhältnis rechter:linker Lunge sind bei Jackson und Cohn verzeichnet. Jackson gibt das Verhältnis übereinstimmend mit meinen Ergebnissen mit 2:1 an. Altersmäßige Unterschiede stellte er nicht fest, doch weist sein Material (s. o.) auch keine genügend kontinuierliche Reihe auf, um geringfügige Unterschiede erfassen zu können. Bei Cohn ergibt sich aus den absoluten Werten nur ein Verhältnis von maximal 1,5:1. Das abweichende Verhalten dürfte in Besonderheiten des untersuchten Tierstammes und in der von Cohn durchgeführten Säuberung der Lungen eine Erklärung finden, zumal auch seine Gesamtlungengewichte bedeutend kleiner sind.

Jackson bestätigt die von mir gemachte Beobachtung, daß die Weibchen mehr an der oberen Grenze der Norm liegen, während sich die Männchen der unteren Grenze nähern. Gegenteilige Behauptungen, d. h., daß keine Geschlechtsunterschiede vorhanden seien, finden sich bei Hatai (1913) und Donaldson.

Bei den Lungengewichten der Albinoratte besteht eine direkte Abhängigkeit vom Körpergewicht (Jackson, 1913; Donaldson,

1924; Mertz, 1936; Cohn, 1939, u. a.). In diesem Zusammenhang weisen Jackson und Stewart (1918) auch eine Abhängigkeit der Lungengewichte von einer ausreichenden Ernährung für die Albinoratte nach (bei gesunden unterernährten Tieren sind sowohl Körperals auch Lungengewicht erniedrigt). Die Messungen von Lungengewichten sind beim Menschen sowohl auf das Körpergewicht (Gedgowt, 1900) wie auch auf die Körperlänge (Copoletto und Wolbach, 1933) bezogen worden. Roessle und Roulet (1932) sind der Ansicht, daß Körperlänge und Körpergewicht nur gemeinsam einen sicheren Aufschluß über den Entwicklungszustand ermöglichen. Engel (1950) bezieht sich bei seinen Untersuchungen über die Lungengröße am Menschen auf den gesamten Körperzustand.

Aeby (1880) bestimmte das anatomische Volumen der kollabierten Lunge am Menschen. Bei genauer Betrachtung seiner Werte zeigt sich eine recht gute Übereinstimmung mit der von mir gefundenen Zuwachsrate für die einzelnen Lebensabschnitte. Für das erste Lebensjahr findet er eine Vermehrung um das 4fache. Dieser Wert kann mit der Säuglingsperiode gleichgesetzt werden, da Aeby die Hauptzunahme auf die ersten 3 Lebensmonate beschränkt. In den ersten zwei Dritteln der Jugendzeit steigt dieser Wert nach den Feststellungen von Aeby auf das 8fache und erreicht zu Beginn der Pubertät das 10fache. Eine größenordnungsmäßige Übereinstimmung ist auch hier etwa gegeben, obwohl die Verminderung der Zuwachsrate gegen Ende der Jugendzeit sich bei meinen Untersuchungen weniger deutlich darstellt. Benecke (1878) und Wesener (1879) kommen zu den gleichen Ergebnissen, doch begrenzen sie die Zeit des stärksten Wachstums auf einen etwas längeren Zeitraum. Gemeinsam für alle drei Arbeiten im Vergleich zu meiner Untersuchung gilt, daß die anatomischen Volumina sich bis zum Beginn des Erwachsenenalters beim Menschen sehr viel stärker vermehren (bis auf das 20fache, Aeby). Mein Material erreicht in dieser Zeit nur das 10fache des Ausgangswertes. Selbst bei vorsichtiger Bewertung dieser Befunde zeichnet sich doch zumindest in den ersten Phasen des Lungenwachstums eine auffällige Übereinstimmung ab. Diese Feststellung wird auch durch die Aussage von Short (1952) gestützt, daß das Verhalten der Wachstumsraten der Lungenknospe in den Stadien der Embryonalentwicklung bei Maus, Ratte, Kaninchen und Mensch das gleiche ist. Weitere Volumenmessungen am Menschen wurden von Engel (1950) und Short (1952) ausgeführt. Diese Messungen sind nicht direkt vergleichbar, da sie nicht von der

kollabierten Lunge, sondern von einer Stellung der Lunge ausgehen, die entsprechend den Angaben der Autoren etwa dem normalen Spannungszustand gleichkommen soll. Short fixiert hierzu die Lungen in situ und bestimmt dann durch Berechnung der Schrumpungsquote und Messung des tatsächlichen Volumens diese Größe. Engel bläst die Lungen bis zur vollständigen Entfaltung mit einem Überdruck auf und vermindert dann den Überdruck entsprechend dem intrapleuralem Unterdruck auf Werte von 12–15 cm/H₂O. Das Wachstum dieses Volumens geht nur in den anfänglichen Perioden mit den Vermehrungsquoten der von Aebly gefundenen Werte parallel. Später übersteigt es in seiner Vermehrungsquote letztere. Es ergibt sich aber auch hier eine verminderte Wachstumstendenz in der Jugendzeit.

Engel bestimmt das spezifische Gewicht der Lunge für diesen Spannungszustand und kommt zu dem Schluß, daß es mit zunehmendem Alter abnimmt. Dieses spezifische Gewicht ist mit dem von mir gefundenen nicht vergleichbar. Das Volumen der Lungen wurde durch das Aufblasen vergrößert und somit das spezifische Gewicht $\left(\frac{\text{Gewicht}}{\text{Volumen}}\right)$ verkleinert. Es ist in viel stärkerem Maße vom Luftgehalt der Lungen als von den elastischen Kräften abhängig. Das spezifische Gewicht nach Engel gibt also mehr einen Aufschluß über die Ausweitung des lufthaltigen Gangsystems bei einem bestimmten Druck und — wie Engel feststellt — über die respiratorische Oberflächenvergrößerung durch Dehnung. Untersuchungen des spezifischen Gewichtes der Menschenlunge im kollabierten Zustand ergeben Werte, die zwischen 0,345 und 0,746 schwanken, bei starker Dehnung kann das spezifische Gewicht sogar auf 0,126 absinken (Krause). Diese Werte entsprechen den bei der Albinoratte gefundenen.

Reid und Hutchinson bestimmen das Lungenfrischgewicht am Menschen und sein Verhältnis zum Körpergewicht. Für Männer finden sie einen Wert von 1:37, für Frauen von 1:43. Die Werte der Lungengewichte bei Frauen liegen niedriger als bei Männern. Die Geschlechter zeigen also bei der Albinoratte das umgekehrte Verhalten. Reid und Hutchinson sowie Hofmann messen außerdem die Größe der Lungenflügel und finden ein geringfügiges aber konstantes Überwiegen der rechten Lunge.

Roessle und Roulet (1932) untersuchen die altersmäßige Abhängigkeit der Lungenfrischgewichte beim Menschen. Bei Errech-

Tabelle 3
Gewicht, Länge, Geschlecht und Alter der untersuchten Tiere

Ratte Nr.	Gewicht g	Länge mm	Ge- schlecht	Alter
1	6,1	60,0	m	3 Tage
2	6,4	58,0	m	3 „
3	6,5	56,0	m	3 „
4	6,8	60,0	m	3 „
5	6,9	59,0	m	4 „
6	8,2	62,0	m	10 „
7	11,2	65,0	m	10 „
8	12,4	72,0	m	10 „
9	12,5	70,0	f	10 „
10	14,0	70,0	m	14 „
11	15,0	73,0	m	14 „
12	15,5	70,0	f	14 „
13	17,0	75,0	m	16 „
14	26,0	105,0	f	(17 Tage)
15	27,0	107,0	f	33 Tage
16	28,0	108,0	m	33 „
17	29,0	115,0	f	(17 Tage)
18	30,0	110,0	m	33 Tage
19	34,0	127,0	m	(42 Tage)
20	36,0	116,0	m	33 Tage
21	37,0	112,0	f	48 „
22	38,0	125,0	m	39 „
23	40,0	127,0	f	unbekannt
24	49,0	127,0	f	49 Tage
25	51,0	126,0	m	(74 Tage)
26	52,0	127,0	f	(74 „)
27	53,0	126,0	m	(74 „)
28	54,0	124,0	f	(75 „)
29	55,0	127,0	m	(74 „)
30	57,0	129,0	f	(75 „)
31	59,0	135,0	f	(74 „)
32	61,0	129,0	f	(75 „)
33 a	62,0	127,0	m	(75 „)
33 b	62,0	143,0	f	(75 „)
34	66,0	137,0	f	(75 „)
35	66,0	137,0	m	(75 „)
36	68,5	153,0	f	8—9 Wochen
37	70,0	140,0	m	8—9 „
38	70,0	160,0	m	8—9 „
39	73,5	160,0	f	8—9 „
40	75,5	157,0	m	8—9 „
42	78,0	164,0	m	8—9 „

Tabelle 3 (Fortsetzung)

Ratte Nr.	Gewicht g	Länge mm	Ge- schlecht	Alter
43	84,0	160,0	f	8—9 Wochen
44	87,0	155,0	f	8—9 „
45	89,0	167,0	f	97 Tage
46	91,0	170,0	m	(8—9 Wochen)
47	91,5	174,0	m	(8—9 „
48	94,0	180,0	f	97 Tage
49	95,0	178,0	m	94 „
50	95,0	165,0	f	unbekannt
51	98,0	170,0	m	86 Tage
53	109,0	184,0	f	97 „
54	112,0	173,0	f	97 „
55	115,0	170,0	m	82 „
56	115,0	186,0	m	97 „
57	115,0	180,0	m	88 „
58	115,0	198,0	f	unbekannt
59	117,5	185,0	f	(82 Tage)
60	120,0	180,0	m	91 Tage
61	127,5	185,0	f	(88 Tage)
62	128,5	200,0	f	unbekannt
63	129,0	195,0	f	94 Tage
64	130,0	185,0	f	92 „
65	131,0	190,0	f	124 „
66	135,0	190,0	m	unbekannt
67	135,0	180,0	m	(96 Tage)
68	135,0	188,0	f	100 Tage
69	135,0	194,0	f	unbekannt
70	142,0	185,0	m	124 Tage
71	143,0	183,0	f	124 „
72	148,0	194,0	f	124 „
73	151,0	190,0	f	unbekannt
74	154,0	190,0	m	„
75	158,0	192,0	f	„
77	161,0	188,0	f	„
79	164,0	240,0	m	„
80	164,0	190,0	f	130 Tage
81	164,5	200,0	f	unbekannt
82	165,0	195,0	f	„
83	168,0	200,0	f	„
84	175,0	200,0	f	„
86	187,5	200,0	f	„
87	189,0	210,0	m	„
88	189,5	221,0	f	„
89	190,0	206,0	m	„

Tabelle 3 (Fortsetzung)

Ratte Nr.	Gewicht g	Länge mm	Ge- schlecht	Alter
90	191,5	205,0	m	289 Tage
91	196,0	210,0	m	unbekannt
93	205,0	212,0	m	288 Tage
94	205,5	200,0	m	unbekannt
95	206,0	208,0	m	„
96	213,0	220,0	m	288 Tage
97	215,0	215,0	f	238 „
98	217,0	225,0	f	unbekannt
99	220,0	215,0	m	237 Tage
100	224,0	215,0	m	243 „
101	226,0	220,0	m	243 „
102	230,0	225,0	m	295 „
103	242,0	228,0	m	unbekannt
104	249,0	235,0	f	„
105	261,0	230,0	m	„
106	285,0	237,0	m	„
107	297,0	241,0	m	„

Tabelle 4

Absolute und Indexmittelwerte des gesamten Lungenfrischgewichtes (FG), des gesamten Lungentrockengewichtes (TG) und des gesamten anatomischen Volumens der Lunge (AV)

Körper- gewicht in g	FG (mg)		TG (mg)		AV (ml)	
	abs.	Ind.	abs.	Ind.	abs.	Ind.
5—20	161,5	1550	28,7	281	0,39	3,69
21—40	254,2	789	47,8	148	0,62	2,06
41—60	385,1	710	72,6	125	0,88	1,67
61—80	516,8	755	96,5	149	1,13	1,67
81—100	696,3	766	139,8	154	1,39	1,52
101—120	797,1	675	159,3	137	1,50	1,29
121—140	854,0	627	174,9	131	1,68	1,26
141—160	930,5	622	200,7	133	1,69	1,14
161—180	1067,7	641	231,5	139	1,86	1,09
181—200	1236,0	651	266,6	140	2,13	1,06
201—220	1306,0	638	284,7	134	2,23	1,08
221—Rest	1353,0	544	294,7	119	2,48	0,96

Die Indexwerte sind in mg % bzw. in ml % angegeben.

Tabelle 5

Die Mittelwerte des absoluten und prozentualen Anteils der einzelnen Lungenlappen am gesamten Lungenfrischgewicht (re.Ul. = rechter Unterlappen, re.Ml. = rechter Mittellappen, re.Ol. = rechter Oberlappen, Hl. = Herzlappen)

Körpergewicht in g		li. Lunge	re. Ul.	re. Ml.	re. Ol.	Hl.
5—20	abs.	56,8	49,5	21,9	19,9	13,4
	%	35,3	30,6	13,5	12,3	8,3
21—40	abs.	95,2	80,7	31,9	26,9	19,5
	%	37,5	31,7	12,7	10,6	7,5
41—60	abs.	143,0	111,2	45,5	49,0	36,4
	%	37,1	29,1	11,7	12,6	9,5
61—80	abs.	180,5	153,0	65,6	62,9	54,8
	%	35,0	29,7	12,6	12,1	10,6
81—100	abs.	250,0	204,0	89,6	84,4	68,3
	%	36,1	29,5	12,5	12,1	9,8
101—120	abs.	298,5	230,5	97,7	94,0	76,4
	%	37,3	28,9	12,4	11,8	9,6
121—140	abs.	317,0	248,0	107,4	104,6	77,0
	%	37,1	29,1	12,5	12,3	9,0
141—160	abs.	341,5	275,0	116,5	106,0	91,5
	%	36,7	29,5	12,6	11,4	9,8
161—180	abs.	374,0	323,0	136,3	121,5	112,9
	%	35,0	30,4	12,7	11,3	10,6
181—200	abs.	422,0	371,0	163,0	135,5	145,5
	%	34,1	30,1	13,1	10,9	11,8
201—220	abs.	495,0	374,0	161,5	143,0	132,5
	%	37,7	28,7	12,4	10,9	10,3
221—298	abs.	527,0	393,0	164,0	137,0	132,0
	%	38,8	29,0	12,2	10,2	9,8

Die absoluten Lappengewichte sind in mg angegeben.

nung der Vermehrungsquoten aus den von ihnen angegebenen absoluten Werten findet sich bis zum Ende des ersten Lebensjahres eine Vermehrung auf das 3,5(3,8)fache, in der Jugendzeit auf das 8,3(7,1)fache, in der Pubertät auf das 13,7(13,2)fache. Das Wachstum wird beim Erwachsenen mit dem 15,8(13,6)fachen Wert beendet. Die in Klammern gesetzten Zahlen gelten für das weibliche

Tabelle 6

Die Mittelwerte des absoluten und prozentualen Anteils der einzelnen Lungenlappen am gesamten Lungentrockengewicht (Erklärung der Abkürzungen s. Tab. 5)

Körpergewicht in g		li. Lunge	re. Ul.	re. Ml.	re. Ol.	Hl.
5--20	abs.	10,1	8,9	3,8	3,6	2,3
	%	35,5	31,0	13,1	12,4	8,0
21--40	abs.	18,1	15,1	6,1	5,0	3,5
	%	37,7	37,6	12,7	10,4	7,6
41--60	abs.	26,9	21,5	8,6	8,9	6,7
	%	37,0	29,6	11,8	12,3	9,3
61--80	abs.	34,3	28,5	12,3	11,8	9,6
	%	35,5	29,5	12,8	12,2	10,0
81--100	abs.	50,3	41,3	17,9	17,4	12,9
	%	36,0	29,5	12,8	12,4	9,3
101--120	abs.	59,7	46,5	19,1	19,5	14,5
	%	37,5	29,2	12,0	12,2	9,1
121--140	abs.	63,5	52,5	20,7	22,1	16,1
	%	36,4	30,0	11,8	12,6	9,2
141--160	abs.	70,7	58,3	25,1	24,1	22,5
	%	35,2	29,2	12,4	12,0	11,2
161--180	abs.	79,0	68,1	31,7	27,4	25,3
	%	34,2	29,4	13,7	11,8	10,9
181--200	abs.	89,1	80,4	35,6	29,6	31,6
	%	33,4	30,1	13,4	11,2	11,9
201--220	abs.	109,0	81,1	34,9	31,4	28,3
	%	38,4	28,5	12,2	11,0	9,9
221--298	abs.	111,5	84,0	37,5	32,3	29,4
	%	37,8	28,5	12,7	11,0	10,0

Die absoluten Lappengewichte sind in mg angegeben.

Geschlecht. Eine weitere Bestimmung der Lungengewichte findet sich bei Gedgowt (1900). Seine Werte stimmen mit denen von Roessle und Roulet gut überein. Die Verhältnisswerte werden, da sich eine scharfe obere Begrenzung der Pubertätsperiode findet, hier wiedergegeben: 1. bis 2. Jahr Vermehrung auf das 4fache, 13. bis 14. Jahr auf das 7,25fache, 15 bis 16. Jahr auf das 12,1fache. Sie lassen besonders deutlich den starken Wachstumstrieb der

Tabelle 7

Mittelwerte des absoluten und prozentualen Anteils der einzelnen Lungenlappen am gesamten anatomischen Lungenvolumen (Erklärung der Abkürzungen s. Tab. 5)

Körpergewicht in g		li. Lunge	re. Ul.	re. Ml.	re. Ol.	Hl.
5—20	abs.	0,14	0,11	0,06	0,05	0,03
	%	36,0	28,2	15,4	12,8	7,6
21—40	abs.	0,24	0,17	0,09	0,07	0,05
	%	38,8	24,2	14,5	11,3	8,1
41—60	abs.	0,30	0,24	0,12	0,12	0,10
	%	34,1	27,3	13,6	13,6	11,4
61—80	abs.	0,38	0,35	0,15	0,14	0,11
	%	33,6	31,0	13,3	12,4	9,7
81—100	abs.	0,49	0,40	0,19	0,18	0,13
	%	35,2	28,8	13,6	13,0	9,4
101—120	abs.	0,55	0,46	0,18	0,17	0,14
	%	36,6	30,7	12,0	11,3	9,4
121—140	abs.	0,67	0,51	0,19	0,19	0,12
	%	40,0	30,4	11,2	11,2	7,2
141—160	abs.	0,67	0,48	0,21	0,18	0,15
	%	39,8	28,4	12,4	10,6	8,8
161—180	abs.	0,67	0,55	0,24	0,21	0,19
	%	36,0	29,5	12,9	11,3	10,3
181—200	abs.	0,70	0,60	0,27	0,23	0,23
	%	34,9	29,9	13,4	11,4	11,4
201—220	abs.	0,89	0,67	0,24	0,23	0,20
	%	39,8	29,0	10,8	10,3	9,1
221—298	abs.	1,03	0,72	0,27	0,24	0,20
	%	41,8	29,3	11,0	9,8	8,1

Die absoluten Lappenvolumina sind in ml angegeben

Lunge während der Pubertätsentwicklung erkennen. Die Lungenfrischgewichte, die Copoletto und Wolbach (1933) angegeben, liegen niedriger als die von Roessle und Roulet gefundenen. Das Verhalten der Zuwachsrates bleibt das gleiche. Engel beschreibt nur eine kurze Spanne des Kindesalters, so daß seine Ergebnisse zur Beurteilung der Gesamtwachstumstendenz nicht ausreichen. Betrachtet man diese Ergebnisse über das Lungenwachstum beim

Tabelle 8

Der prozentuale Anteil der Gesamtlungentrockensubstanz an der Gesamtlungenfrischsubstanz

Körpergewicht in g	%	Körpergewicht in g	%	Körpergewicht in g	%	Körpergewicht in g	%
5—20	17,9	61—80	18,8	121—140	20,6	181—200	21,4
21—40	18,8	81—100	20,0	141—160	21,2	201—220	21,7
41—60	18,9	101—120	20,0	161—180	21,8	221—298	22,0

Tabelle 9

Absolute und Indexmittelwerte des gesamten Lungenfrisch- und -trockengewichtes, getrennt für männliche und weibliche Tiere.

Die letzte Gruppe umfaßt beim weiblichen Geschlecht Tiere von 180—249 g Körpergewicht, beim männlichen Geschlecht von 220—298 g Körpergewicht.

Absolute Gewichtswerte

weiblich		männlich		Körpergewicht
FG	TG	FG	TG	
203,2	36,9	153,5	27,2	5—20
247,9	46,8	259,1	48,7	20—40
396,8	74,7	351,7	67,1	40—60
504,5	95,7	526,4	97,6	60—80
677,1	137,4	787,5	143,9	80—100
804,7	166,9	754,5	148,1	100—120
855,2	177,8	765,1	156,7	120—140
989,6	204,9	865,5	186,9	140—160
1068,6	233,8	1042,0	221,0	160—180
		1172,7	249,6	180—200
		1271,7	277,7	200—220
1387,2	300,3	1339,2	294,5	Rest

Menschen, so ist übereinstimmend festzustellen, daß am Anfang des postnatalen Lungenwachstums die Lungengewichte und die anatomischen Volumina ihren größten Zuwachs erfahren. Es schließt sich dann eine Phase geringeren Wachstums an. Die Pubertät ist wieder durch ein verstärktes „Lungenwachstum“ gekennzeichnet. Eine ähnliche Feststellung kann auch für das Wachstum der Lunge der Albinoratte getroffen werden. Die schlechtere biologische Aus-

Fortsetzung Tabelle 9

Indexwerte in mg %

männlich		weiblich		Körpergewicht
FG	TG	FG	TG	
1584,0	282,0	1494,0	276,0	5—20
784,0	146,0	818,0	152,0	20—40
663,0	126,0	729,0	124,0	40—60
742,0	150,0	759,0	147,0	60—80
764,0	155,0	769,0	152,0	80—100
661,0	128,0	688,0	142,0	100—120
571,0	116,0	641,0	137,0	120—140
586,0	126,0	642,0	134,0	140—160
635,0	134,0	643,0	141,0	160—180
613,0	133,0			180—200
606,0	132,0			200—220
531,0	118,0	638,0	141,0	Rest

stattung mit Lungengewebe (beim Menschen das weibliche Geschlecht, bei der Albinoratte das männliche Geschlecht) beginnt in dem vor der Pubertät gelegenen Lebensabschnitt.

C. Zusammenfassung und Ergebnisse

An 102 Albinoratten wurden die Lungenfrisch- und -trockengewichte sowie das anatomische Volumen bestimmt. Aus ihrem Verhalten ergeben sich folgende Aufschlüsse über die Wachstumstendenzen des Gewebeanteils der Lunge:

1. Das Lungenwachstum erfolgt in den einzelnen Altersperioden nicht gleichmäßig. Besonders starke Wachstumstendenzen zeigen sich bis zum Ende des zweiten Drittels der Jugendzeit und danach wieder in der Reifungsperiode.
2. Die Perioden verstärkten Wachstums drücken sich in den anatomischen Volumina nicht so deutlich aus wie in den Lungen gewichten.
3. Das Wachstum der Lunge erfolgt in den einzelnen Lappen etwa gleichmäßig, sie stellen innerhalb einer mittelgroßen Schwankungsbreite konstante biologische Unterteilungen der Lunge dar. Die unteren Anteile der Lunge (besonders der Herzlappen) nehmen lediglich in den späteren Perioden des Wachstums stärker zu als die oberen.

4. Der Herzlappen war bei zwei Tieren (2% der Fälle) rudimentär. In der Tiergruppe bis 20 g Körpergewicht war er in einem Drittel der Fälle nicht beatmet.
5. Die Trockengewichte vergrößern sich vom Ende des ersten Drittels der Jugendzeit an bis zum Ende der Reifungsperiode stärker als die Frischgewichte, was im Sinne einer Ausdifferenzierung des Bindegewebs- und Gefäßapparates der Lunge gedeutet wird.
6. Die biologische Ausstattung der Weibchen ist im Hinblick auf die relative Größe der Lunge zur Körpergröße vom letzten Drittel der Jugendzeit an etwas besser als die der Männchen.
7. Die Wachstumstendenzen stimmen — zumindest in den anfänglichen Perioden — bei Mensch und Albinoratte überein, bei den Lungengewichten ist eine ungefähre Übereinstimmung sogar für alle Perioden, die zur Untersuchung gelangten, gegeben.

Die vorliegenden Ergebnisse stellen Teilfaktoren im Rahmen der metrischen Untersuchungen über das postnatale Lungenwachstum dar.

Für die Überlassung des Themas und die gewährte Unterstützung bin ich Herrn Privatdozent Dr. med. H. J. Clemens zu besonderem Dank verpflichtet.

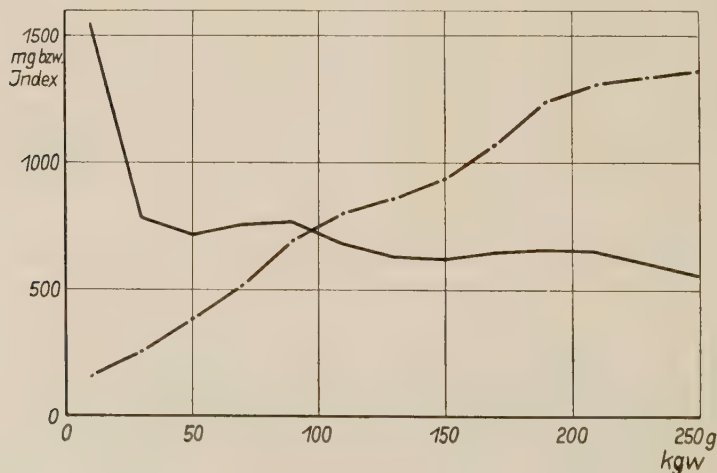


Abb. 1. Absolute und Indexmittelwerte des gesamten Lungenfrischgewichtes. Gesamtes Tiermaterial.

Zeichenerklärung: -.- = absolut (mg)

— = Index (mg %)

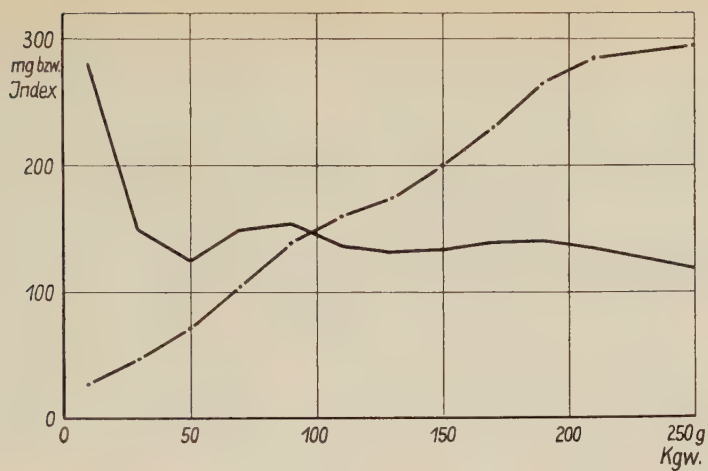


Abb. 2. Absolute und Indexmittelwerte des gesamten Lungentrockengewichtes. Gesamtes Tiermaterial

Zeichenerklärung: -.- = absolut (mg)
 — = Index (mg%)

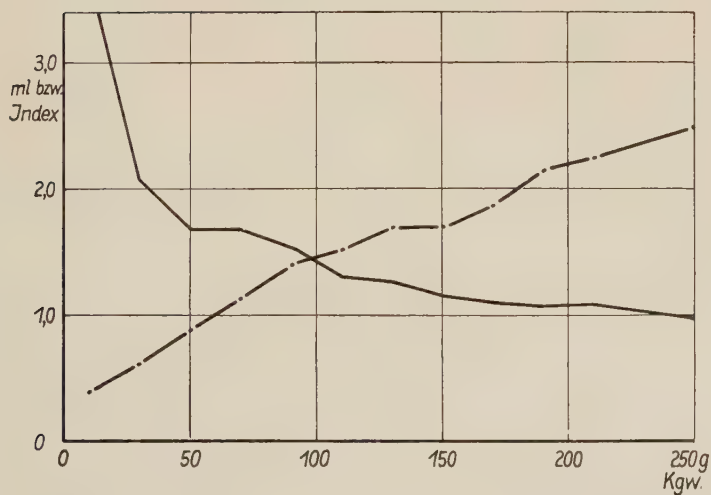


Abb. 3. Absolute und Indexmittelwerte des gesamten anatomischen Lungenvolumens. Gesamtes Tiermaterial.

Zeichenerklärung: -.- = absolut (mg)
 — = Index (mg%)

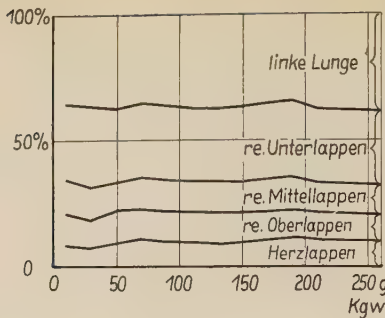


Abb. 4. Die prozentualen Anteile der einzelnen Lungenlappen am gesamten Lungenfrischgewicht. Gesamtes Tiermaterial.

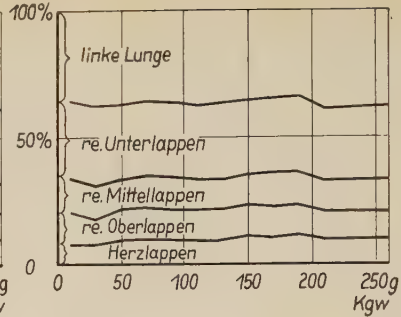


Abb. 5. Die prozentualen Anteile der einzelnen Lungenlappen am gesamten Lungentrockengewicht. Gesamtes Tiermaterial.

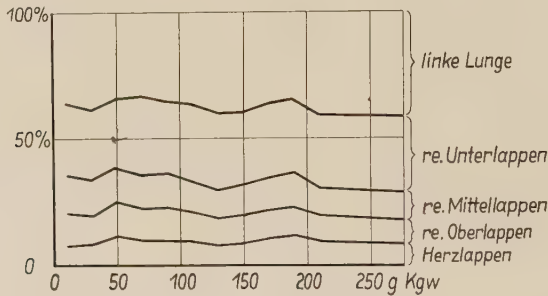


Abb. 6. Die prozentualen Anteile der einzelnen Lungenlappen am gesamten anatomischen Lungenvolumen. Gesamtes Tiermaterial.

Schrifttum

Aeby, Chr.: Der Bronchialbaum der Säugetiere und des Menschen, nebst Bemerkungen über den Bronchialbaum der Vögel und Reptilien. Leipzig 1880.— Becker, K.: Ernährungsstudien an Wanderratten und Hausratten. Schädlingsbek. **42** (1950) 115. — Becker, K.: Haarwechselstudien an Wanderratten. Biol. Zbl. **71** (1952) 626. — Beneke, F. W.: Die anatomischen Grundlagen der Konstitutionsanomalien. Marburg 1878. — Broman, J.: Zur Kenntnis der Lungenentwicklung. Verh. anat. Ges. Heidelberg (1923) 83.— Clemens, H. J.: Untersuchungen über das maximale Lungenluftvolumen. Morph. Jb. **95** (1955) 448. — Clemens, H. J.: Training und Lungenwachstum. Morph. Jb. **96** (1956) 417. — Cohn, R.: Factors affecting the postnatal growth of the lung. Anat. Rec. **75** (1939) 195. — Cohn, R.: The postnatal growth of the lung. J. thorac. Surg. **9** (1940) 195. — Copoletto, J. M., and S. B. Wolbach: Body length and organ weights of infants and children. Amer. J. Path. **9** (1933). — Davis, E. D., and O. Hall: The seasonal reproductive condition of female Norway (Brown) rats in Baltimore, Maryland. Physiol. Zool. **24** (1951) 9. — Donaldson, H. H.: The rat. Data and

reference tables. Memoirs of the Wistar institute of anatomy and biology No. 6, Philadelphia 1924. — Engel, St.: Growth of the lung in healthy and sick infant. Arch. of disease in childhood, **17** (1942) 41. — Engel, St.: Die Lunge des Kindes. Stuttgart 1950. — Farris, E. J., and J. Q. Griffith jr.: The rat in laboratory investigation. 2nd Ed. Philadelphia-London-Montreal 1949. — Gedgowt zit. nach Gundobin: Die Besonderheiten des Kindesalters. — Gundobin, N. P.: Die Besonderheiten des Kindesalters. Deutsche Ausgabe v. S. Rubinstein, Berlin 1912. — Hatai, S.: On the zoological position of the albino rat. Biol. Bull. **12** (1907) 266. — Hatai, S.: A mathematical treatment of some biological problems. Biol. Bull. **18** (1910) 126. — Hatai, S.: De Forest's formula for „An unsymmetrical probability curve“. Anat. Rec. **4** (1910) 281. — Hatai, S.: An interpretation of growth curves from a dynamical standpoint. Anat. Rec. **5** (1911) 373. — Hatai, S.: On the weights of the abdominal and thoracic viscera, the sex glands, ductless glands and the eyeballs of the albino rat (*Mus norvegicus albinus*) according to the body weight. Amer. J. Anat. **15** (1913) 87. — v. Hayek, H.: Die menschliche Lunge. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1953. — Heiss, R.: Der Atmungsapparat. In: Hdb. d. mikrosk. Anat. d. Menschen V₃, 1936. — Hilber, H.: Embryonale Wachstumspotenzen der jugendlichen Lunge im Dienste der funktionellen Anpassung. Klin. Wschr. (1947) 24/25, 13/14, 244. — Hoffmann zit. nach Rauber-Kopsch: Lehrbuch und Atlas der Anatomie, 17. Aufl. (1948), **2**, 179. — Jackson, C. M.: Postnatal growth and variability of the body and the various organs in the albino rat. Amer. J. Anat. **15** (1913) 1. — Jackson, C. M., and L. G. Lowrey: On the relative growth of the component parts (head, trunk and extremities) and systems (skin, skeleton, musculature and viscera) of the albino rat. Anat. Rec. **6** (1912) 449. — Jackson, C. M., and C. A. Stewart: The effects of underfeeding and refeeding upon the growth of the various systems and organs of the body. Minnesota Medicine, Nov. 1918. — Jackson, C. M., and C. M. Stewart: Recovery of normal weight in the various organs of albino rats on refeeding after underfeeding from birth for various periods. Amer. J. of diseases of childhood **17** (1919) 329. — King, H. D.: The growth and variability in the bodyweight of norway rat (*Mus norvegicus*). Anat. Rec. **25** (1923) 79. — Kölliker, A.: Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Säugetiere. 2. Aufl., Leipzig 1897. — Krause zit. nach Rauber-Kopsch: Lehrbuch und Atlas der Anatomie, 17. Aufl. (1948) **2**, 179. — Linser, P.: Über den Bau und die Entwicklung des elastischen Gewebes in der Lunge. Anat. Hefte, **13** (1900) H. 2/3, 307. — Long, J. A., and H. M. Evans: The oestrus cycle in the rat and its associated phenomena. Experimental studies in the physiological anatomy of reproduction. Memoirs of the Univ. of Cal. **6** (1922). — Marcus, H.: Lungenstudie V. Vergl. Untersuchungen über die respiratorische Oberfläche und ihr Verhältnis zum Körpergewicht. Morph. Jb. **59** (1928) 561. — Merkel, F.: In: Hdb. d. Anat. d. Menschen, Band 6, I. Atmungsorgane. Hrsg. v. K. v. Bardeleben, Jena 1902. — Mertz, I.: Eine neue Methode der Lungenvolumenmessung bei Säugetieren. Zool. Jb. (Anat.) **64** (1938) 347 (Inaug.-Diss. 1936). — Outhouse, J., and L. B. Mendel: The rate of growth. 1. The influence of the skeletal development of the albino rat. J. Exper. Zool. **64**,₂, (1932/1933) 257. — Reid, and Hutchinson zit. nach Rauber-Kopsch:

Lehrbuch und Atlas der Anatomie, 17. Aufl. (1948) **2**, 179. — Rössle, R., und F. Roulet: Maß und Zahl in der Pathologie. Berlin-Wien 1932. — Rufer, H. R.: Die Thoraxinnenraummaße und die Zwerchfellgröße bei der Albinoratte in verschiedenen Lebensaltern Morph. Jb. **99** (1958) 317. — Schour, J., and M. Massler: The teeth. In: Farris and Griffith 1949. — Schulze, F. E.: Beiträge zur Anatomie der Säugetierlungen. S.-B. Preuß. Akad. Wiss.-Physik.-math.-Kl. VI (1906) 225. — Short, R. H. D.: Alveolar epithelium in relation to growth of the lung. Phil. Trans. roy. Soc. B. **235** (1950) 35. — Short, R. H. D.: Aspects of comparative lung growth. Proc. of roy. Soc. B. **140** (1952) 432. — Slonaker, J. R.: The normal activity of the albino rat from birth to natural death, its rate of growth and the duration of life. J. Animal Behavior **2** (1912) 20. — Tiemann, F.: Wachstum und Hypertrophie der Lunge von Mensch und Tier. Verh. dtsh. Ges. inn. Med. **48** (1936) 217. — Wesener, F.: Über die Volumenverhältnisse der Lungen und der Leber in den verschiedenen Lebensaltern. Inaug.-Diss. Marburg 1879. — Wetzell, G.: Die Luftröhre und die Lungen des Kindes. In: Hdb. d. Anat. d. Kindes, Band 1, 4. Lieferung 1936.

Dr. Jochen Thierfelder
Berlin-Charlottenburg
Kaiser-Friedrich-Straße 28.

Die Thoraxinnenraummaße und die Zwerchfellgröße bei der Albinoratte in verschiedenen Lebensaltern¹

Von

H. R. Rufer

Mit 11 Abbildungen und 9 Tabellen

(Eingegangen am 8. August 1957)

Inhaltsübersicht

A. Einleitung und Problemstellung	318
B. Eigene Untersuchungen	319
I. Material und Methoden	319
a) Allgemeines	319
b) Röntgentechnik	319
c) Abformtechnik	319
d) Bestimmung der Thoraxmaße	320
1. Anterior-posteriore Aufnahmen	320
2. Laterale Aufnahmen	321
e) Bestimmung des physiologischen Alters der Albinoratte ..	323
f) Materialauswertung	324
g) Atemstellung.....	325
II. Befunde (Länge der Brustwirbelsäule; Länge des Sternums; Höhe, Breite und Tiefe des Thoraxinnenraumes; Zwerchfell- größe)	325
III. Diskussion und Literaturbesprechung	328
C. Zusammenfassung und Ergebnisse	332
D. Schrifttum	341

¹ Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

A Einleitung und Problemstellung

Zur Beurteilung des postnatalen Lungenwachstums wurden im bisher vorliegenden Schrifttum¹ histologische, vergleichend-anatomische, pathologisch-anatomische, anatomische, embryologische und metrische Untersuchungen als Ausgangspunkt gewählt. Die erzielten Ergebnisse konnten bisher keinen sicheren Aufschluß darüber geben, wie und wann ein postnatales Lungenwachstum stattfindet, da das Geschehen durch eine Vielzahl schwer zu übersehender Faktoren kompliziert wird.

Clemens (1955) versuchte das Problem von der metrischen Seite anzugehen. Er ermittelte bei *Rattus norvegicus* das maximale Lungenluftvolumen, um von der Luftseite her auf das postnatale Lungenwachstum zu schließen. Als Ergebnis dieser Untersuchungen fand er, daß bei Wanderratten das postnatale Lungenwachstum bis zum Ende des ersten Drittels der Jugendzeit vorwiegend durch Hyperplasie und anschließend durch Hypertrophie erfolgt.

Zur Sicherung dieser Ergebnisse sind zunächst weitere metrische Untersuchungen an gleichen Versuchstieren erforderlich. Dabei kommt man zu dem Begriff der „Lungengröße“, unter dem neben dem bereits erwähnten maximalen Lungenluftvolumen noch die Lungenfrisch- und -trockengewichte, das anatomische Volumen, die Vitalkapazität usw. zu verstehen sind. Vollständige metrische Untersuchungen für eine Laboratoriumstierart liegen bisher in der Literatur nicht vor. Thierfelder (1958) bestimmte deshalb, in Ergänzung der Arbeiten von Clemens, das anatomische Volumen, die Lungenfrisch- und -trockengewichte bei der Albinoratte.

Entscheidend für das postnatale Lungenwachstum sind jedoch nicht allein die Lungen selbst, sondern darüber hinaus die Raumbegrenzung der Lungen durch den knöchernen Thorax und das Zwerchfell. Die Bedeutung dieser Maße wird noch dadurch unterstrichen, daß u. a. Cohn (1939) es wahrscheinlich gemacht hat, daß das Wachstum des Thoraxinnenraumes einen wesentlichen Teil des spezifischen formativen Anreizes für das Wachstum der Lungen in den postnatalen Entwicklungsperioden darstellt.

Der Verfasser hat es sich, auf Veranlassung von Herrn Priv. Doz. Dr. Clemens, zur Aufgabe gemacht, das postnatale Wachstum des Thoraxinnenraumes und des Zwerchfells am gleichen Tiermaterial zu untersuchen, das durch Thierfelder bearbeitet wurde.

¹ Ausführliche Literaturangaben s. Clemens (1955).

B Eigene Untersuchungen

I. Material und Methoden

a) Allgemeines (Tabelle 5)

Die Untersuchungen wurden an 107 weißen Ratten vorgenommen (55 Männchen und 52 Weibchen). Mit Ausnahme von 10 Tieren zwischen 70 und 90 g Körpergewicht stammten alle Tiere aus eigener Zucht. Sie wurden gleichmäßig ernährt (Latz Standardkost) und lebten in gleich großen Käfigen bei einer durchschnittlichen Raumtemperatur von 20° C.

Die Angabe des Körpergewichtes erfolgte für alle Tiere in Gramm nach Abzug des Gewichtes des Magen-Darm-Inhaltes und des Gewichtes der Foeten (Tier Nr. 92).

Alle Längenangaben erfolgten in Millimetern. Die Körperlänge wurde in Rückenlage der Tiere von der Nasenspitze über die Linea alba bis zur Afteröffnung gemessen.

Das absolute Alter der Tiere ließ sich nicht in allen Fällen ermitteln, wurde jedoch, soweit es genau bekannt war, angegeben.

b) Röntgentechnik

Die Tiere wurden jeweils abends in tiefer Äthernarkose mit einer Ohrnummer gekennzeichnet und anschließend geröntgt. Von jedem Tier wurde eine anterior-posteriore und eine laterale Röntgenaufnahme des Thorax angefertigt (Gerät: DA 1000, Firma C. H. F. Müller, Hamburg; Röhre: Typ Müller Rö 50).

Für Tiere von 6–17 g Körpergewicht bzw. mit einer Länge von 60–75 mm benutzten wir Schleußner-Dozahn-Sicherheitsfilm ohne Verstärkerfolie (Format 4×5 cm). Aufnahmetechnik: 44 kV, 40 mA/sec, 0,04 sec, Film-Fokusabstand (FFA) = 5 cm.

Für alle anderen Tiere verwendeten wir Agfa Super-Spezial-Sicherheitsfilm mit Verstärkerfolie vom Format 18×24 cm. Aufnahmetechnik: 44 kV, 25 mA/sec, 0,02 sec, FFA = 120 cm. Für die Tiere Nr. 49, 63, 65, 70, 71, 72, 77, 80, 92, 93, 95, 98 und 102 betrug der FFA = 110 cm.

Die verschiedenen Aufnahmeverfahren sind durch die unterschiedliche Strahlendurchlässigkeit der Skelette bedingt.

c) Abformtechnik

Die Tiere wurden am folgenden Morgen mit Chloroform tief narkotisiert und durch Eröffnen der Carotiden zum Ausbluten

gebracht. Nach anschließender Intubation wurden sie zur Bestimmung des maximalen Lungenluftvolumens an die Meßapparatur nach Clemens (1955) angeschlossen und sodann die Meßwerte bestimmt. Danach wurde der Thorax präpariert, die Baucheingeweide entfernt und unter sorgfältigster Schonung des Zwerchfells vor Eintritt der Totenstarre ein Gipsabdruck des Zwerchfells vom Abdomen her angefertigt. Der Abdruck wurde zur Bestimmung der Zwerchfellgröße herangezogen. Hierzu wurde die Oberfläche des Gipsblockes mit Subitogen 2 H übergossen, der sich bildende Subitogenfilm abgenommen und dessen Fläche nach sternförmigem Aufschneiden planimetrisch bestimmt.

Subitogen 2 H ist ein flüssiges Schnellverpackungsmittel, das beim Erstarren nicht schrumpft und einen 50–100 μ dicken unelastischen Film bildet (Hersteller: Firma Anorgana GmbH, Gendorf, Obb.).

Das anatomische Volumen, die Lungenfrisch- und -trockengewichte wurden in einer parallellaufenden Arbeit am gleichen Tiermaterial durch Thierfelder ermittelt.

d) Bestimmung der Thoraxmaße (Abb. 1, 2, 3, 4)

Zur Ermittlung der Thoraxinnenraummaße wurden Röntgenaufnahmen lebender, weißer Ratten ausgemessen. Der Abbildungsmaßstab betrug 1:1. Bei einem FFA von 50 mm und einem Abstand der Wirbelsäule von etwa 3 mm von der Filmebene beträgt der Abbildungsmaßstab 1:1,07. Diese Fehlerbreite von 7% bedeutet, daß die absoluten Werte in Millimeter von insgesamt 13 Tieren um etwa 0,8 mm zu groß sind. Der Fehler spielt jedoch, zumal er durch den eingebauten Raster sicher noch verkleinert wird, keine Rolle, so daß er vernachlässigt werden kann. Außerdem ist zu berücksichtigen, daß die Meßfehlerbreite gleichfalls in der Größenordnung von einigen zehntel Millimeter liegen dürfte.

Auf den AP-Aufnahmen wurden folgende Maße bestimmt:

1. Länge der Brustwirbelsäule = WS.

Messung von der Oberkante Th₁ bis Unterkante Th₁₃ in der Mitte der Wirbelkörper.

2. Länge von Manubrium und Corpus sterni = MC.

Das Xyphoid wurde nicht mitgemessen.

3. Oberer Thoraxdurchmesser = ODM.

Es wurde in der Ebene der Oberkante von Th₂ der Abstand der inneren, knöchernen Begrenzung des Thorax gemessen.

4. Mittlerer Thoraxdurchmesser = MDM.

Messung in Höhe der Oberkante von Th₇ (wie 3.).

5. Größter Thoraxdurchmesser = GDM.

Messung in Höhe der Oberkante von Th₁₀ (wie 3.).

6. Gesamtthoraxwinkel = Th \bigwedge .

Die Winkelschenkel wurden dem Verlauf der seitlichen, inneren, knöchernen Thoraxbegrenzung entsprechend eingezeichnet. Als Grundlage diente der längste gemeinsame Verlauf.

7. Rechter Zwerchfell-Rippen-Winkel = ZR \nlessgtr r

Der eine Schenkel folgt der seitlichen, inneren, knöchernen Thoraxbegrenzung, der andere dem längsten gemeinsamen Verlauf mit der rechten Zwerchfellkuppel.

8. Linker Zwerchfell-Rippen-Winkel = ZR \nlessgtr l.

Messung wie 7.

9. Absolutes Lot = Lot.

Die Messung erfolgt vom Schenkelschnittpunkt des Gesamtthoraxwinkels bis zum Schnittpunkt der beiden inneren Schenkel der Zwerchfell-Rippen-Winkel.

Von allen erhaltenen Werten, mit Ausnahme von 6., 7. und 8., wurden die Indizes errechnet. Für die Werte 1. bis 5. wurde als Grundlage das Körpergewicht = 100 gesetzt. Für Wert 9. wurde das laterale Wirbelsäulenmaß = 100 gesetzt.

Auf den lateralen Aufnahmen wurden folgende Werte bestimmt:

1. Länge der Brustwirbelsäule = ws.

Die Messung erfolgte von der Oberkante Th₁ bis zur Unterkante Th₁₃ in der Mitte der Wirbelkörper. Sie wurde in mehreren Teilen zur Berücksichtigung der Lordose und Kyphose vorgenommen.

2. Länge von Manubrium und Corpus sterni = mc.

Das Xyphoid wurde nicht mitgemessen.

3. Oberer Thoraxdurchmesser lateral = odm.

Es wurde der Abstand zwischen innerer, oberer Kante von Th₂ und innerer Manubrium-Corpus-Grenze gemessen.

4. Mittlerer Thoraxdurchmesser lateral = mdm.
Es wurde der Abstand zwischen innerer, oberer Kante von Th₇ und innerer Corpus-Xyphoid-Grenze gemessen.
5. Größter Thoraxdurchmesser lateral = gdm.
Es wurde der Abstand zwischen innerer, oberer Kante von Th₁₃ und innerer Corpus-Xyphoid-Grenze gemessen.
6. Winkel Sternum:Wirbelsäule = SWs \angle .
Der eine Schenkel wurde der inneren Begrenzung der Wirbelsäule, entsprechend dem längsten gemeinsamen Verlauf, der andere der inneren Begrenzung des Sternum, ebenso entsprechend dem längsten gemeinsamen Verlauf, angelegt.
7. Winkel Zwerchfell: Wirbelsäule = ZWs \angle .
Der eine Schenkel wurde wie bei 6. der Wirbelsäule angelegt, der andere folgte dem längsten gemeinsamen Verlauf mit dem Zwerchfell.
8. Winkel Zwerchfell: Sternum = ZS \angle .
Dieser Winkel ergibt sich aus 6. und 7.

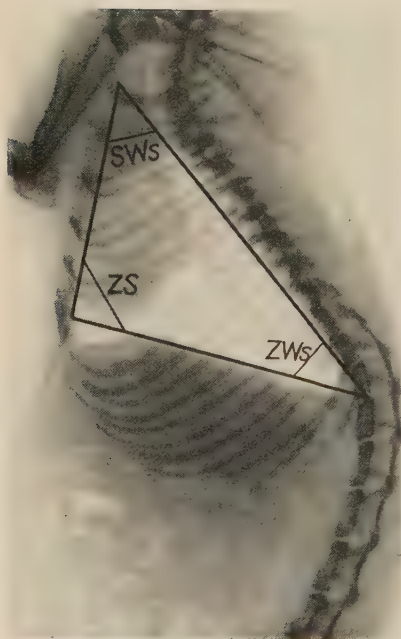


Abb. 1

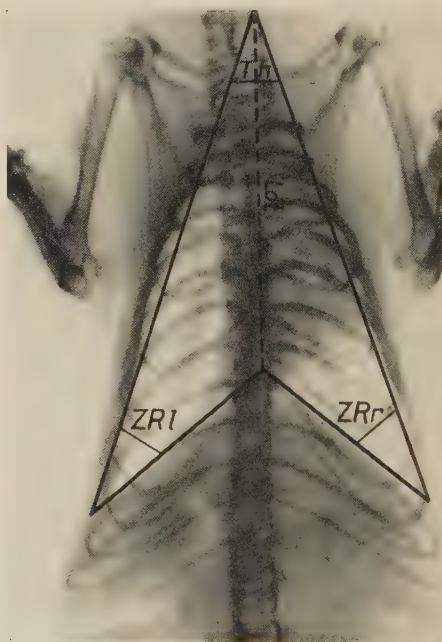


Abb. 2



Abb. 3

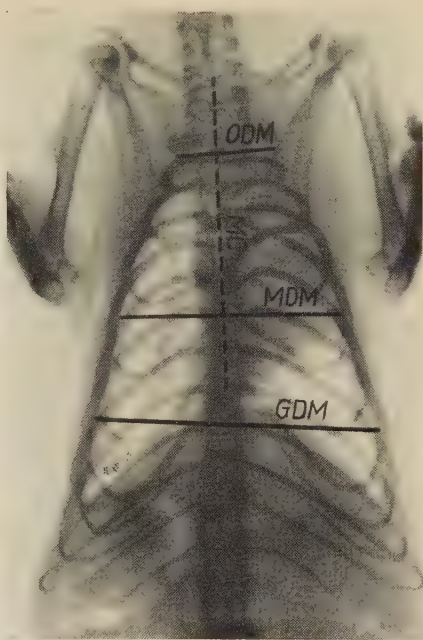


Abb. 4

9. Der Wirbelkörper, in dessen Höhe die Kyphose am stärksten ausgeprägt ist = Ky.

Es wurde eine Verbindungslinie von dem am weitesten nach ventral vorspringenden Halswirbel zur ventralen unteren Begrenzung von Th₁₃ gezogen und an der weitesten Stelle das Lot auf die Wirbelsäule gefällt.

Für die Werte 1. bis 5. wurden wieder die Indizes errechnet und als Grundlage das Körpergewicht = 100 gesetzt.

e) Bestimmung des physiologischen Alters der Albinoratte

Für das gemeinsame Tiermaterial wurde zusammen mit Thierfelder (s. dort) der Versuch einer physiologischen Alterseinstufung unternommen (Tab. 1), da das kalendermäßige Alter mit den ablaufenden Altersveränderungen nicht in Übereinstimmung zu bringen ist. Wir stützten uns dabei auf die entsprechenden Angaben von Slonaker (1912), Long und Evans (1922), Donaldson (1924), Davis (1951), Becker (1952) und Clemens (1955).

Tabelle 1

Lebens- alter	Rattus norvegicus CLEMENS 1955		Albinoratte		Lebens- alter
	♂	♀	♂	♀	
Geburt	4,4 g 50 mm	4,6 g 50 mm	4,7 g 45 mm	4,6 g 45 mm	Geburt
SP bis 35. Tag	40 g 114 mm	45 g 120 mm	55 g 130 mm	55 g 125 mm	SP bis 35. Tag
JZ bis 77. (84.) Tag	109 g 170 mm	95 g 160 mm	145 g 185 mm	125 g 170 mm	JZ bis 72. Tag
RP bis 150. (160.) Tag	180 g 200 mm	145 g 190 mm	190 g 200 mm	165 g 185 mm	RP bis 120. Tag
HdL bis 18—20 Monate	345 g 243 mm	262 g 223 mm	? ?	? ?	HdL bis ?

SP = Säuglingsperiode — JZ = Jugendzeit — RP = Reifungsperiode —
HdL = Höhe des Lebens

f) Materialauswertung

Die gefundenen Einzelwerte wurden wie folgt bearbeitet: Die aus den Röntgenaufnahmen ermittelten Werte und die errechneten Indizes wurden zu Mittelwerten zusammengefaßt. Zur Errechnung der Mittelwerte wurde das Tiermaterial in eine Klassenbreite von je 20 g Körpergewicht eingeteilt. Wegen der größeren Streubreite wurden die Werte von Tieren zwischen 220 und 297 g Körpergewicht als offene Endgruppe betrachtet und zusammengefaßt.

Sämtliche Indexwerte, mit Ausnahme des absoluten Lotes (s. dort), wurden auf das Körpergewicht = 100 bezogen. Die Beziehung zum Körpergewicht wurde gewählt, um den physiologischen Entwicklungszustand der Tiere zu erfassen. Thorax- und Längenwachstum stehen in engster Abhängigkeit vom Körperzustand, wie bereits Roessle und Roulet (1932) feststellten. Auch nach Clemens (1955) stellt das Körpergewicht das beste Maß für die Festsetzung des physiologischen Alters dar; ebenso hält Donaldson (1924) das Körpergewicht der weißen Ratten für das zuverlässigste Maß der Entwicklung der Tiere (s. auch Outhouse und Mendel 1932/1933).

Die Länge der Brustwirbelsäule, in der anterior-posterioren Aufnahme gemessen, ergibt nicht das absolute Maß, da hierbei die Lordose und die Kyphose der Wirbelsäule nicht erfaßt werden. Zur Ermittlung der Werte wurden deshalb nur die lateralen Aufnahmen herangezogen. Nennenswerte Skoliosen konnten nicht festgestellt werden. Die Sternumlänge (ohne Xyphoid) ist in beiden Strahlengängen gleich.

g) Atemstellung

Die Ratten haben eine hohe Atemfrequenz: etwa 100/min beim schlafenden Tier. Bei der Herstellung von Röntgenaufnahmen ist es deshalb nicht immer möglich, die gleiche Atemphase zu erfassen. Andererseits können die Atemphasen auf einige meiner Werte (ODM, MDM, GDM, odm, mdm, gdm und die entsprechenden Indizes) einen Einfluß haben. Zur Ermittlung der Atemphasen und zur Beurteilung der Streubreiten wurde deshalb folgender Weg beschritten: Auf der anterior-posterioren Aufnahme wurden der Gesamthoraxwinkel, der rechte Zwerchfell-Rippen-Winkel und der linke Zwerchfell-Rippen-Winkel sowie auf der lateralen Aufnahme der Winkel Sternum:Wirbelsäule, der Winkel Zwerchfell:Wirbelsäule und der Winkel Zwerchfell:Sternum ermittelt. Aus den erhaltenen Werten ergaben sich jedoch keine einheitlichen Beziehungen zur Atemlage. Deshalb bestimmte ich die absolute Länge des Lotes und den Lot-Index (absolute Wirbelsäulenlänge lateral = 100 zur Länge des absoluten Lotes). Der Lot-Index gibt Auskunft über die Zwerchfellstellung. Hierbei entsprechen Werte unter 0,96 der Expiration, zwischen 0,96 und 1,14 der Mittellage und über 1,14 der Inspiration.

Die für die einzelnen Tiere gefundenen Atemstellungen sind in Tabelle 9 zusammengestellt. Die Kurven der verschiedenen Atemlagen verlaufen absolut gleichgerichtet. Die zwischen ihnen auftretende Differenz ist geringer als die individuelle Schwankungsbreite der Einzelwerte. Geschlechtsunterschiede konnten bei keiner Messung festgestellt werden.

II. Befunde (Tabellen 2–9 und Abbildungen 5–11)

Die tabellarische Darstellung der Meßergebnisse erscheint am zweckmäßigsten, da hierdurch laufende wörtliche Wiederholungen vermieden werden und eine bessere Übersichtlichkeit erreicht wird.

Tabelle 2 zeigt die absolute Größe der Thoraxmaße bei der Geburt in Millimeter und die Zwerchfellgröße in Quadratzentimeter sowie die Maßzahlen für den in den jeweiligen Lebensabschnitten erreichten Zuwachs, bezogen auf die Größe bei der Geburt. (Abkürzungen s. S. (320 bis 322).

Tabelle 2

	Länge		Tiefe			Breite			Fläche Zf
	ws	mc	odm	mdm	gdm	ODM	MDM	GDM	
Geburt ...	12,0	7,0	2,0	8,0	11,5	3,5	8,5	10,0	1,3
SP	2,3	2,7	3,2	2,1	2,0	1,9	1,9	1,9	6,5
JZ	4,0	4,5	4,4	2,8	2,9	3,0	2,7	2,7	13,5
RP	4,3	5,0	4,6	3,0	3,25	3,2	2,8	2,9	16,1
HdL	4,8	5,3	5,4	3,2	3,3	3,2	3,2	3,1	22,5

SP = Säuglingsperiode — JZ = Jugendzeit — RP = Reifungsperiode —
HdL = Höhe des Lebens

Tabelle 3 zeigt die Vermehrungsquote der Thoraxmaße und der Zwerchfellgröße in den einzelnen Lebensabschnitten.

Tabelle 3

	Länge		Tiefe			Breite			Fläche Zf
	ws	mc	odm	mdm	gdm	ODM	MDM	GDM	
SP	2,3	2,7	3,2	2,1	2,0	1,9	1,9	1,9	6,5
JZ	1,7	1,7	1,4	1,3	1,5	1,5	1,4	1,4	2,0
RP	1,1	1,1	1,05	1,1	1,1	1,1	1,03	1,1	1,2
HdL	1,1	1,1	1,2	1,1	—	—	1,14	1,1	1,35

SP = Säuglingsperiode — JZ = Jugendzeit — RP = Reifungsperiode —
HdL = Höhe des Lebens

Aus den beiden obenstehenden Tabellen ist ersichtlich, daß das Thoraxwachstum in der Säuglingsperiode und der Jugendzeit am stärksten ist. Das Längen-, Breiten- und Tiefenwachstum sind davon gleichmäßig stark betroffen. Reifungsperiode und Höhe des Lebens sind demgegenüber durch eine starke Verminderung der

Wachstumstendenz des gesamten Thorax gekennzeichnet. Das Längenwachstum (Wirbelsäule und Sternum) zeigt dabei in beiden Perioden eine etwa gleichmäßige Vermehrung um den Faktor 1,1. Der Breitendurchmesser des Thorax nimmt in der Reifungsperiode um denselben Faktor (1,1) zu, wenn man von einem geringfügigen Zurückbleiben des mittleren Durchmessers absieht, der diesen Rückstand jedoch in der Höhe des Lebens wieder aufholt. In der Höhe des Lebens sistiert das Breitenwachstum im oberen Durchmesser, setzt sich aber im gleichen Maße wie in der Reifungsperiode in den beiden unteren Thoraxabschnitten fort. Das Tiefenwachstum vermehrt sich in der Reifungsperiode im mittleren und größten Durchmesser ebenfalls um den Faktor 1,1, der obere Durchmesser bleibt etwas zurück. In der Höhe des Lebens findet im oberen Thoraxabschnitt ein starkes Tiefenwachstum statt, im mittleren ist es bereits stark abgeschwächt, während im untersten Abschnitt keine weitere sicher meßbare Tiefenzunahme zu verzeichnen ist. Die Zunahme des Tiefenwachstums ist im obersten Abschnitt als kompensatorisches Bestreben zur Herstellung eines Raumausgleiches aufzufassen. Die Ursache hierfür ist ungeklärt (Bau der Rippen?). Die Zwerchfellgröße scheint eine wesentliche Bedeutung im funktionellen Sinne zu bekommen, sobald das Thoraxwachstum nahezu sistiert. Sie zeigt als einziges Maß nach Beendigung der Jugendzeit einen sehr starken neuerlichen Wachstumsschub in der Höhe des Lebens. Dadurch vergrößert sich bei der Respiration der Sinus phrenico-costalis erheblich und gewinnt so eine wesentliche Bedeutung für die Atmungsfunktion.

Tabelle 4 zeigt die Größe der Indexwerte bei der Geburt und nach Einstellen eines konstanten Verhältnisses für die Thoraxmaße und die Zwerchfellgröße, bezogen auf ein Körpergewicht = 100.

Tabelle 4

	Länge		Tiefe			Breite			Fläche Zi
	ws	mc	odm	mdm	gdm	ODM	MDM	GDM	
Geburt ...	18,6	10,6	38,3	100	145	48,9	105,5	124,4	25
RP	2,5	1,6	4,6	—	—	5	—	—	—
HdL	—	—	—	10,0	—	—	10,5	13,0	10

RP = Reifungsperiode — HdL = Höhe des Lebens

Die Indexwerte wurden errechnet, um eine einheitliche Vergleichsbasis für alle Tiere zu schaffen. Es zeigt sich, daß die kleinsten Tiere stets die größten Maße besitzen (s. Tabelle 4). Zu unterschiedlichen Zeitpunkten stellt sich für die einzelnen relativen Thoraxmaße ein konstanter Wert ein, d. h., daß dann Thoraxgröße und Körpergewicht im annähernd proportionalen Verhältnis zunehmen. Dabei fällt auf, daß fast alle Knochenmaße sich etwa auf $\frac{1}{10}$ des Ausgangsindexwertes reduzieren. Eine Erklärung für diese scheinbare Gesetzmäßigkeit kann nicht gegeben werden.

Das Tiefenwachstum des Thorax ist mit einer Formveränderung der Wirbelsäule verbunden. Diese Formveränderung besteht in einer Verstärkung der Brustwirbelsäulenkyphose mit zunehmendem Lebensalter. Dabei ist festzustellen, daß der Scheitelpunkt der Kyphose kontinuierlich vom 7. bis 8. Brustwirbelkörper im Durchschnitt nach Brustwirbelkörper 11–12 absteigt. Eine Gesetzmäßigkeit dieser Vorgänge in Verbindung mit bestimmten Altersstufen ließ sich nicht ermitteln.

III. Diskussion und Literaturbesprechung

Direkt vergleichbare Röntgenuntersuchungen am gleichen Tiermaterial liegen in der Literatur nicht vor. Outhouse und Mendel (1933) bestimmten den äußeren Brustumfang, die inneren Quer- und Tiefendurchmesser des Thorax sowie die Sternallänge bei Albino-Ratten. Sie kommen zu dem Schluß, daß das Körpergewicht wie auch die Körperlänge ein gleichmäßig gutes Maß zur Erfassung des Entwicklungszustandes des Tieres sind. Das kalendermäßige Alter erweist sich dagegen als unzuverlässig, da es schnell und langsam wachsende Tierstämme gibt. Die von Outhouse und Mendel bestimmten Durchmesser des Thorax werden in Höhe des 4. Rippenknorpelgelenkes ermittelt. Beim Vergleich der Zuwachsraten findet sich bei der langsam wachsenden Rasse — sie entspricht etwa meinen Tieren — in der Jugendzeit eine Vermehrung des Querdurchmessers um das 1,3fache, des dorso-ventralen Durchmessers um das 1,25fache, in der Reifungsperiode eine Vermehrung um das 1,1fache bzw. 1,05fache. Die Zuwachsrate liegt niedriger als die von mir in der Jugendzeit gefundene. In der Reifungsperiode sind die Werte gleich. Direkt vergleichbar ist das Maß des Sternums, dessen Vermehrung in der Jugendzeit mit dem etwa 1,3fachen ebenfalls hinter den von mir gefundenen Maßen erheblich zurückbleibt. In der

Reifungsperiode stimmen die Werte des Zuwachses wieder überein. Insgesamt liegen die absoluten Sternallängenmaße der Untersuchungen von Outhouse und Mendel in allen vergleichbaren Perioden niedriger.

Lauffer (1921) setzt die äußeren Brustmaße der Katze in Beziehung zur Lungenkapazität¹, die er durch Auffüllung der Lungen mit Fett ermittelte. Den Volumenwert errechnet er aus dem Gewicht der Füllmasse und dem spezifischen Gewicht des verwendeten Fettes. Er kann keine Beziehung zwischen den äußeren Brustmaßen und der Lungenkapazität feststellen. Dieses Ergebnis bestätigt Molthof (1910), der eine gleiche Untersuchung an Pferden vornahm. Semmler (1913) schließt sogar aus der Bestimmung der äußeren Brustmaße und der Lungengröße bei Schweinen, daß der äußere Brustumfang sich im allgemeinen umgekehrt proportional zur Lungenkapazität verhält, findet aber eine proportionale Abhängigkeit zwischen Brustlänge und Lungengewicht. Großen Wert mißt er den inneren Brustmaßen bei, deren Größe mit der „Lungengröße“ parallel gehen soll. Ein Maß am Exterieur der Tiere, das einen sicheren Schluß auf die Lungenkapazität zuläßt, wird seiner Meinung nach unmöglich zu finden sein, da die Lungenkapazität vom Feinbau der „Alveolen“ abhängig sei.

Dahme (1922) bestimmte äußere und innere Brustmaße bei Hunden verschiedener Rassen. Er ermittelt an Innenraummaßen die Brustbreite durch Einführung eines graduierten Maßstabes zwischen 10. und 11. Rippe quer durch den Thorax. Als Außenraummaße untersucht er den Brustumfang, die Länge der Brustwirbelsäule, die Länge des Brustbeins und der Brustwand. Die Untersuchungen von Dahme zeigen deutlich, daß Brustumfang, Wirbelsäulen- und Brustbeinlänge vom Körpergewicht abhängen, Höhe und Breite der Thoraxhöhle dagegen unabhängig sind. Neben den angeführten Messungen bestimmt er mit dem Bandmaß den Umfang des herausgelösten Zwerchfells. Obwohl sich eine direkte Abhängigkeit vom Körpergewicht nicht findet, schreibt er dennoch dem Zwerchfellumfang eine große Bedeutung zu, da sein Wert in einem bestimmten Verhältnis zur Lungenkapazität steht. Bei den Untersuchungen von Dahme handelt es sich um herauspräparierte Zwerchfelle, die durch Muskelkontraktionen einer unkontrollier-

¹ Kritik der Methode s. Clemens (1955).

baren Schrumpfung unterworfen sind. Dieser Umstand sowie das Fehlen einer kontinuierlichen Tierreihe (Geburt bis Alter) machen seine Ergebnisse für die Beurteilung des postnatalen Wachstums nur bedingt verwertbar. Als Innenraummaß steht die Brustwandlänge in engem Zusammenhang mit der Lungenentwicklung, während der Brusthöhe und der Brustbreite nur eine unwesentliche Bedeutung zukommen. Als wesentlichstes Ergebnis verdient herausgestellt zu werden, daß eine Abhängigkeit zwischen Zwerchfellumfang, bestimmten Thoraxinnenraummaßen und der Lungenkapazität besteht.

v. Hayek (1956) gibt in Untersuchungen an verschiedenen Säugetierarten einen weiteren Hinweis auf die Thoraxinnenraumform und damit auf die Thoraxinnenraummaße durch die Feststellung, daß die Eigenform der Lunge in aufgeblasenem Zustand etwa der Form der Pleurahöhle entspricht. Angaben über die direkten Größenbeziehungen dieser beiden Werte sind nicht vorhanden, so daß kein Vergleich angestellt werden kann.

Aus Verknöcherungsstudien lassen sich Rückschlüsse auf das postnatale Thoraxwachstum ziehen. So stellt Dawson an Albinoratten in Übereinstimmung mit Strong (1925) fest, daß die Epiphysenknorpelplatten der Wirbelkörper sich nach ihrer endgültigen Entwicklung bis zum Ende des ersten Lebensmonats, selbst bei Tieren von einem Alter von mehr als 3 Jahren, noch histologisch nachweisen lassen. Diese Feststellung steht in guter Übereinstimmung mit dem von mir erhobenen Befund, daß das Thoraxwachstum selbst am Ende der von mir untersuchten Wachstumsperioden in der Höhe des Lebens nicht völlig sistiert. Auch die in den Rippenköpfchen befindlichen Knorpelplatten verschwinden bei der Albinoratte niemals vollständig. Strong beobachtet bei histologischen Untersuchungen an weißen Ratten, daß die Epiphysenknorpel des am Sternum inserierenden Rippenendes in den oberen Thoraxabschnitten zuerst verknöchern. Dieser Befund deckt sich mit dem von mir festgestellten, frühzeitigeren Wachstumsstillstand des oberen Querdurchmessers. Die weitere Funktionstüchtigkeit der Epiphysen der Rippenköpfchen (Dawson) könnte zur Erklärung des fortdauernden Tiefenwachstums des Thorax im oberen Abschnitt herangezogen werden. Die Arbeiten von Dawson und Strong bilden somit in ihren Ergebnissen eine wesentliche Stütze für die von mir erhobenen Befunde.

Untersuchungen über die Brustkorb- und Wirbelsäulenmaße des Menschen finden sich bei Aeby (1879), Zeltner (1913), Rainoff (1927), Frey (1929), Maresh und Washburn (1938), Engel (1950) u. a.

Frey setzt ihre Untersuchungen, die sie an mazerierten Menschen skeletten vornahm, nicht in Beziehung zur Lunge. Die für den Wachstumsablauf besonders wichtigen Perioden unter 20 Jahren berücksichtigt sie nicht im Sinne der Aufstellung einer kontinuierlichen Reihe. Nach dem 30. Lebensjahr findet nach ihren Angaben beim Menschen kein Thoraxbreitenwachstum mehr statt. Sie glaubt aber, eine geringfügige Höhenzunahme bis zum 60. Lebensjahr annehmen zu dürfen. Frey hält die Breite des Thorax für die Wertigkeit des Brustkorbes für ausschlaggebend.

Über die Gesamtlängenvermehrung der Wirbelsäule berichtet Aeby. Er findet eine Vermehrung bis zum Wachstumsende um das $3\frac{1}{2}$ -fache. Dieser Wert stimmt mit dem von mir für die Brustwirbelsäule gefundenen etwa überein.

Rainoff bestimmt die äußeren Brustkorbmaße an Studenten und setzt sie in Beziehung zur Vitalkapazität. Das Ergebnis seiner Untersuchungen beschreibt er wie folgt:

„Die Korrelation zwischen Spirometerwert und Körpergröße entspricht nach den gewonnenen Ergebnissen in ihrem zahlenmäßigen Wert ungefähr der Korrelation zwischen Spirometerwert und Brustspielraum.“

Die Arbeit von Rainoff kann keinen Aufschluß über Wachstumswerte geben, da sie auf der Untersuchung von Studenten basiert und damit auf eine bestimmte Altersklasse beschränkt ist.

Maresh und Washburn untersuchen die Höhe und die Breite des Thorax und die Oberfläche der Lungenfelder an Röntgenbildern. Die Entwicklungstendenzen und die Werte entsprechen denen, die Engel findet.

Engel benutzt zur Bestimmung der Höhe, Breite und Tiefe des Thorax die cyrtographische Methode und stellt fest, daß die Brust in den ersten Monaten sehr schnell wächst und bis zum Ende des zweiten Jahres weiterhin eine starke Wachstumstendenz aufweist. Vom 2. bis 10. Lebensjahr ist der Wachstumstrieb geringer. Er verstärkt sich wieder nach Erreichen des 10. Lebensjahres. Mit Einsetzen der Pubertät übertrifft der Breitendurchmesser des Thorax den Tiefendurchmesser in allen folgenden Perioden. Dieses Verhältnis besteht auch im Erwachsenenalter. Ein ähnliches Ergebnis

findet sich bei Bradford-Rhodes und Gundobin (1912). Letzterer meint sogar, daß der sterno-vertebrale Durchmesser beim Neugeborenen den Querdurchmesser überträfe. Der Thoraxraum vergrößert sich nach Engel auch dadurch erheblich, daß das Zwerchfell im Laufe der Entwicklung um zwei Wirbelkörper abwärts steigt. Außerdem mißt Engel dem sich verstärkenden Senkungsgrad der Rippen, entsprechend dem zunehmenden Alter, eine große Bedeutung für den funktionellen Thoraxraum bei. Die gleiche Ansicht vertritt Pfuhl (1928). Er erwähnt in diesem Zusammenhange besonders die starke Verkleinerung des Rippenbogenwinkels und die damit verbundene Abflachung und Verlängerung des Brustkorbes. Ein solches Verhalten ist auch in den von mir gefundenen Werten festzustellen. Es ist jedoch bei der Albinoratte bereits in der Jugendzeit am stärksten ausgeprägt. Die cyrtographischen Meßergebnisse von Engel sind Außenmaße des Thorax. Trotzdem bestimmte ich zu Vergleichszwecken die Vermehrungsquote gegenüber dem Ausgangswert bei der Geburt. Die Verhältniszahlen für die Thoraxbreite zeigen bei Engel im ersten Lebensjahr eine Vermehrung auf das 1,3fache, in der Jugendzeit auf das 2,1fache und erreichen beim Erwachsenen den 2,9fachen Wert. Die gleichen Zahlen für die Thoraxtiefe lauten: 1,26, 1,86 und 2,3. Die Thoraxaußenmaße, die Engel am Menschen bestimmte, verhalten sich also anders als die Thoraxinnenraummaße der Albinoratte. Der verstärkte Wachstumsschub in der Pubertätszeit ist an den Innenraummaßen der Albinoratte nicht feststellbar. Übereinstimmend liegt der stärkste Wachstumstrieb, sowohl bei Engel als auch bei meinen Untersuchungen, in der Säuglingsperiode und den unmittelbaren angrenzenden Perioden der Jugendzeit.

In den späteren Lebensperioden weicht die Verhaltensweise der Wachstumstendenz der Thoraxaußenmaße beim Menschen also erheblich von der der Innenraummaße (Albinoratte) ab. Auf Grund der Untersuchungen von Semmler, Molthof, Dahme und Lauffer sowie von v. Hayek scheint die Bestimmung der Thoraxinnenraummaße jedoch das zuverlässigere Vergleichsmaß zur Beurteilung der Lungenkapazität zu sein.

C Zusammenfassung und Ergebnisse

Es wurden an 107 lebenden Albinoratten die Thoraxinnenraummaße mit Hilfe von Röntgenaufnahmen von der Geburt bis zur

Höhe des Lebens bestimmt. Die Zwerchfellgröße wurde an demselben Tiermaterial in der Leichenexpirationstellung planimetrisch ermittelt. Die Untersuchungen über das postnatale Wachstum des Thorax führten zu folgenden Ergebnissen:

1. Das stärkste Thorax- und Zwerchfellwachstum findet in der Säuglingsperiode und in der Jugendzeit statt.
2. Das Tiefenwachstum des Thorax bleibt in der Jugendzeit geringfügig hinter dem Breitenwachstum zurück.
3. In der Reifungsperiode und in der Höhe des Lebens ist das Breiten- und Tiefenwachstum stark verringert.
4. Im oberen Thoraxabschnitt sistiert das Breitenwachstum am Ende der Reifungsperiode. Das Tiefenwachstum verstärkt sich in der Höhe des Lebens in diesem Abschnitt und ermöglicht somit einen teilweisen Raumausgleich.
5. Im unteren Thoraxabschnitt findet in der Höhe des Lebens bei erhaltenem Breitenwachstum kein Tiefenwachstum mehr statt.
6. Das Zwerchfell zeigt in der Höhe des Lebens gegenüber der Reifungsperiode einen verstärkten Wachstumstrieb. Die Bedeutung liegt darin, daß zu dieser Zeit alles andere Thoraxwachstum fast sistiert und somit jetzt das Zwerchfell überwiegend für die Vergrößerung des Thoraxinnenraumes verantwortlich wird.
7. Die kleinsten Tiere zeigen, bezogen auf das Körpergewicht, die relativ größten Thorax- und Zwerchfellmaße. Das Wachstum der Thoraxinnenraummaße und des Zwerchfells erfolgt von jeweils verschiedenen Zeitpunkten in der Reifungsperiode und der Höhe des Lebens annähernd proportional zum Körpergewicht; die Indexwerte werden konstant.

Die vorliegenden Ergebnisse stellen Teilfaktoren dar, die für das postnatale Lungenwachstum mitbestimmend sein dürften.

Für die großzügige Unterstützung bei der Herstellung der Röntgenaufnahmen möchte ich an dieser Stelle

Herrn Prof. Dr. med. vet. Erwin Becker, Direktor des Instituts für Röntgenologie und Tierzahnheilkunde, und Herrn Dr. med. vet. Henschel besonders danken.

Tabelle 5

Gewicht, Länge, Geschlecht und Alter der untersuchten Tiere.

Ratte Nr.	Gewicht g	Länge mm	Ge- schlecht	Alter
1	6,1	60,0	m	3 Tage
2	6,4	58,0	m	3 „
3	6,5	56,0	m	3 „
4	6,8	60,0	m	3 „
5	6,9	59,0	m	4 „
6	8,2	62,0	m	10 „
7	11,2	65,0	m	10 „
8	12,4	72,0	m	10 „
9	12,5	70,0	f	10 „
10	14,0	70,0	m	14 „
11	15,0	73,0	m	14 „
12	15,5	70,0	f	14 „
13	17,0	75,0	m	16 „
14	26,0	105,0	f	(17 Tage)
15	27,0	107,0	f	33 Tage
16	28,0	108,0	m	33 „
17	29,0	115,0	f	(17 Tage)
18	30,0	110,0	m	33 Tage
19	34,0	127,0	m	42 „
20	36,0	116,0	m	33 „
21	37,0	112,0	f	48 „
22	38,0	125,0	m	39 „
23	40,0	127,0	f	unbekannt
24	49,0	127,0	f	49 Tage
25	51,0	126,0	m	74 „
26	52,0	127,0	f	74 „
27	53,0	126,0	m	74 „
28	54,0	124,0	f	75 „
29	55,0	127,0	m	74 „
30	57,0	129,0	f	75 „
31	59,0	135,0	f	74 „
32	61,0	129,0	f	75 „
33	62,0	127,0	m	75 „
34	66,0	137,0	f	75 „
35	66,0	137,0	m	75 „
36	68,5	153,0	f	8—9 Wochen
37	70,0	140,0	m	8—9 „
38	70,0	160,0	m	8—9 „
39	73,5	160,0	f	8—9 „
40	75,5	157,0	m	8—9 „
41	76,0	157,0	f	8—9 „
42	78,0	164,0	m	8—9 „

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Ratte Nr.	Gewicht g	Länge mm	Ge- schlecht	Alter
43	84,0	160,0	f	8—9 Wochen
44	87,0	155,0	f	8—9 „
45	89,0	167,0	f	97 Tage
46	91,0	170,0	m	(8—9 Wochen)
47	91,5	174,0	m	(8—9 „)
48	94,0	180,0	f	97 Tage
49	95,0	178,0	m	94 „
50	95,0	165,0	f	unbekannt
51	98,0	170,0	m	86 Tage
52	100,0	175,0	f	90 „
53	109,0	184,0	f	97 „
54	112,0	173,0	f	97 „
55	115,0	170,0	m	82 „
56	115,0	186,0	m	97 „
57	115,0	180,0	m	88 „
58	115,0	198,0	f	unbekannt
59	117,0	185,0	f	(82 Tage)
60	120,0	180,0	m	91 Tage
61	127,5	185,0	f	(88 Tage)
62	128,5	200,0	f	unbekannt
63	129,0	195,0	f	94 Tage
64	130,0	185,0	f	(92 Tage)
65	131,0	190,0	f	124 Tage
66	135,0	190,0	m	unbekannt
67	135,0	180,0	m	(96 Tage)
68	135,0	188,0	f	100 Tage
69	135,0	194,0	f	unbekannt
70	142,0	185,0	m	124 Tage
71	143,0	183,0	f	124 „
72	148,0	194,0	f	124 „
73	151,0	190,0	f	unbekannt
74	154,0	190,0	m	„
75	158,0	192,0	f	„
76	160,0	194,0	m	„
77	161,0	188,0	f	„
78	162,0	202,0	f	„
79	164,0	240,0	m	„
80	164,0	190,0	f	130 Tage
81	164,5	200,0	f	unbekannt
82	165,0	195,0	f	„
83	168,0	200,0	f	„
84	175,0	200,0	f	„
85	175,0	210,0	f	„

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Ratte Nr.	Gewicht g	Länge mm	Ge- schlecht	Alter
86	187,5	200,0	f	unbekannt
87	189,0	210,0	m	„
88	189,5	221,0	f	„
89	190,0	206,0	m	„
90	191,5	205,0	m	289 Tage
91	196,0	210,0	m	unbekannt
92	202,0	198,0	f	417 Tage
93	205,0	212,0	m	288 „
94	205,5	200,0	m	unbekannt
95	206,0	208,0	m	„
96	213,0	220,0	m	288 Tage
97	215,0	215,0	f	238 „
98	217,0	225,0	f	unbekannt
99	220,0	215,0	m	237 Tage
100	224,0	215,0	m	243 „
101	226,0	220,0	m	243 „
102	230,0	225,0	m	295 „
103	242,0	228,0	m	unbekannt
104	249,0	235,0	f	„
105	261,0	230,0	m	„
106	285,0	237,0	m	„
107	297,0	241,0	m	„

Tabelle 6

Absolute und Index-Mittelwerte von Brustwirbelsäulenlänge (ws), Brustbeinlänge (mc) und Zwerchfellfläche (Zf)

Körpergewicht in g	ws		mc		Zf	
	abs. (mm)	Ind.	abs. (mm)	Ind.	abs. (mm)	Ind.
0— 20	17,5	186,0	10,4	106,0	2,3	23,4
21— 40	26,7	83,0	16,4	51,7	8,44	26,3
41— 60	32,4	61,0	19,0	35,3	8,5	15,8
61— 80	37,0	53,0	23,3	32,9	10,8	15,57
81—100	40,75	42,0	25,8	28,0	14,14	15,3
101—120	45,3	38,5	29,0	25,0	17,1	14,9
121—140	47,0	35,8	32,0	24,3	17,4	13,3
141—160	47,4	31,4	31,0	20,6	18,9	12,6
161—180	50,7	30,4	32,7	19,6	18,9	11,3
181—200	52,2	27,5	35,1	18,1	22,3	11,8
201—220	53,9	25,6	34,7	16,5	21,0	9,9
221—240	53,0	23,4	36,1	15,9	21,0	9,2
241—260	58,5	23,8	36,0	14,7	19,6	8,0
261—297	57,7	21,2	38,5	14,1	35,2	12,6

Tabelle 7

Absolute und Indexmittelwerte des obersten (odm), mittleren (mdm) und größten (gdm) Thoraxdurchmessers in der lateralen Aufnahme

Körpergewicht in g	odm		mdm		gdm	
	abs. (mm)	Ind.	abs. (mm)	Ind.	abs. (mm)	Ind.
0— 20	3,9	38,3	9,5	100,1	13,66	144,9
21— 40	5,56	18,11	14,95	47,12	22,1	79,14
41— 60	6,4	11,6	17,0	31,8	23,1	42,9
61— 80	7,15	10,26	18,55	26,6	27,0	38,76
81—100	8,55	9,21	19,45	21,02	30,45	32,95
101—120	9,1	8,03	22,3	19,6	33,4	29,6
121—140	8,7	6,6	22,4	17,1	33,6	25,6
141—160	8,1	5,4	23,2	15,4	35,5	22,25
161—180	9,3	5,6	24,7	14,85	37,2	22,3
181—200	9,2	4,8	24,4	12,9	37,3	19,6
201—220	9,9	4,66	24,1	11,4	38,3	18,2
221—240	9,3	4,1	22,8	10,1	37,5	16,6
241—260	10,3	4,15	25,0	10,15	37,5	15,3
261—297	11,5	4,2	27,0	9,9	38,5	14,15

Tabelle 8

Absolute und Indexmittelwerte des obersten (ODM), mittleren (MDM) und größten (GDM) Thoraxdurchmessers in der anterior-posterioren Aufnahme

Körpergewicht in g	ODM		MDM		GDM	
	abs. (mm)	Ind.	abs. (mm)	Ind.	abs. (mm)	Ind.
0— 20	5,0	48,9	10,6	105,5	12,4	124,4
21— 40	6,65	21,0	16,3	50,6	18,9	59,02
41— 60	6,75	12,6	16,1	30,05	19,6	36,55
61— 80	8,6	12,15	18,6	26,2	22,5	31,83
81—100	9,05	9,73	19,35	20,91	23,9	25,43
101—120	10,3	9,0	22,2	19,5	27,1	23,86
121—140	10,6	8,1	23,1	15,3	27,4	20,8
141—160	10,0	6,6	23,1	15,35	27,2	18,1
161—180	10,2	6,1	24,1	14,5	29,0	17,4
181—200	11,3	6,1	23,9	12,7	28,4	14,9
201—220	10,4	4,9	24,5	11,6	29,8	14,2
221—240	11,5	5,1	25,2	11,1	29,3	12,9
241—260	11,0	4,5	26,0	10,55	30,5	12,45
261—297	11,5	4,2	28,3	10,35	32,0	11,7

Tabelle 9

Lot-Indizes und Atemlagen (E = Exspiration, M = Mittellage, I = Inspiration)

Tier-Nr.	Lot-Index	Atemlage	Tier-Nr.	Lot-Index	Atemlage	Tier-Nr.	Lot-Index	Atemlage
1	1,06	M	19	0,90	E	37	0,89	E
2	—	—	20	0,85	E	38	1,01	M
3	1,21	I	21	1,14	M	39	1,01	M
4	1,03	M	22	0,80	E	40	0,99	M
5	1,10	M	23	0,98	M	41	0,95	E
6	1,00	M	24	1,08	M	42	0,99	M
7	1,05	M	25	1,11	M	43	0,97	M
8	—	—	26	1,05	M	44	0,86	E
9	1,00	M	27	0,89	E	45	0,96	M
10	1,30	I	28	1,21	I	46	1,05	M
11	1,31	I	29	0,81	E	47	0,94	E
12	1,33	I	30	0,92	E	48	1,10	E
13	0,97	M	31	0,83	E	49	1,30	I
14	0,88	E	32	—	—	50	0,91	E
15	1,00	M	33	0,88	E	51	1,07	M
16	1,00	M	34	—	—	52	1,22	I
17	0,90	E	35	1,03	M	53	0,90	E
18	1,05	M	36	0,97	M	54	0,78	E
55	—	—	73	0,86	E	91	0,91	E
56	0,85	E	74	1,03	M	92	0,92	E
57	1,15	I	75	0,91	E	93	0,90	E
58	—	—	76	1,15	I	94	0,98	M
59	0,90	E	77	0,90	E	95	0,90	E
60	—	—	78	0,95	E	96	0,85	E
61	1,12	M	79	1,08	M	97	0,91	E
62	1,27	I	80	0,87	E	98	1,14	M
63	1,13	M	81	0,87	E	99	0,95	E
64	1,10	M	82	1,05	M	100	1,06	M
65	1,09	M	83	0,82	E	101	1,02	M
66	1,27	I	84	0,82	E	102	0,97	M
67	0,93	E	85	1,11	M	103	1,14	M
68	0,97	M	86	0,94	E	104	0,87	E
69	—	—	87	—	—	105	—	—
70	0,90	E	88	0,91	E	106	0,84	E
71	0,84	E	89	1,02	M	107	—	—
72	1,07	M	90	—	—			

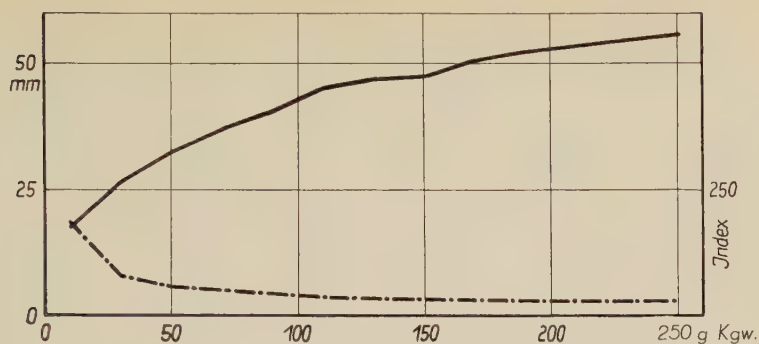


Abb. 5. Mittelwerte der absoluten Wirbelsäulenlänge und der entsprechenden Indizes. Gesamtes Tiermaterial. Laterale Aufnahme.

Zeichenerklärung: ————— = absolut
- - - - - = Index

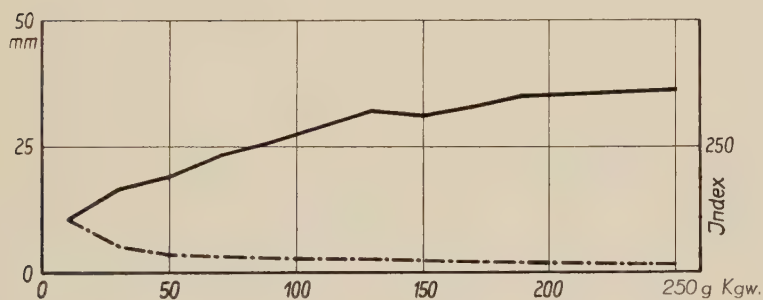


Abb. 6. Mittelwerte der absoluten Sternumlänge (ohne Xyphoid) und der entsprechenden Indizes. Gesamtes Tiermaterial.

Zeichenerklärung: ————— = absolut
- - - - - = Index

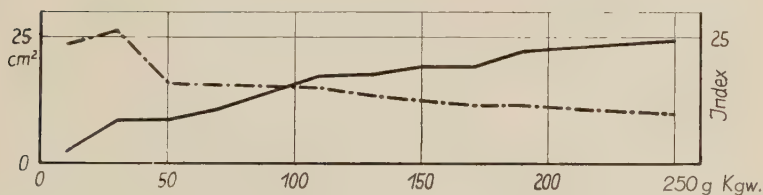


Abb. 7. Mittelwerte der absoluten Zwerchfellgröße und der entsprechenden Indizes. Gesamtes Tiermaterial.

Zeichenerklärung: ————— = absolut
- - - - - = Index

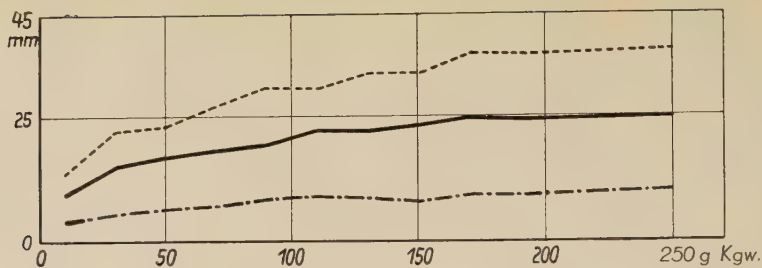


Abb. 8. Mittelwerte der absoluten Thoraxdurchmesser. Gesamtes Tiermaterial. Laterale Aufnahme.

Zeichenerklärung: --- = gdm
 ————— = mdm
 - · - · - = odm

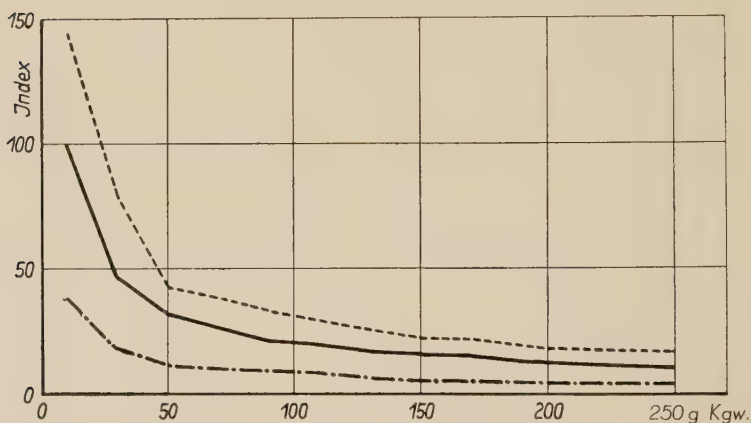


Abb. 9. Indexmittelwerte der Thoraxdurchmesser. Gesamtes Tiermaterial. Laterale Aufnahme.

Zeichenerklärung: --- = gdm
 ————— = mdm
 - · - · - = odm

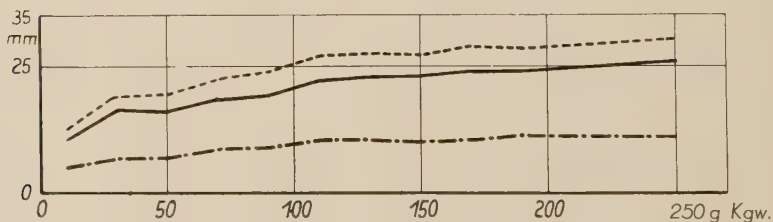


Abb. 10. Mittelwerte der absoluten Thoraxdurchmesser. Gesamtes Tiermaterial. Anterior-posteriore Aufnahme.

Zeichenerklärung: --- = GDM
 ————— = MDM
 - · - · - = ODM

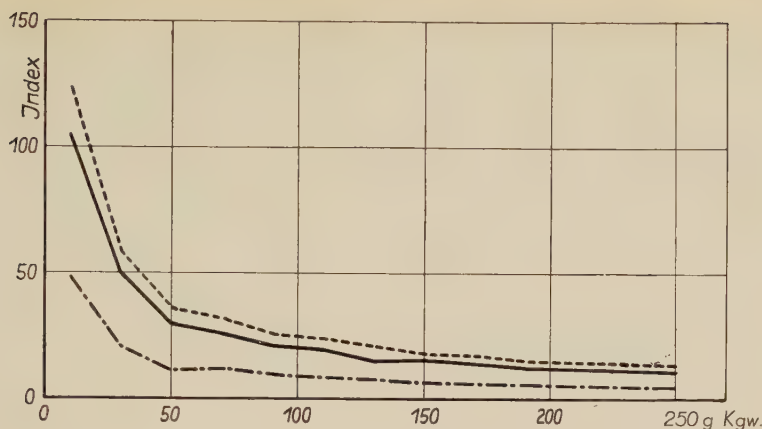


Abb. 11. Indexmittelwerte der Thoraxdurchmesser. Gesamtes Tiermaterial. Anterior-posteriore Aufnahme.

Zeichenerklärung: — — — = GDM
 ————— = MDM
 - - - - - = ODM

D Schrifttum

Aeby, Chr.: Die Altersverschiedenheiten der menschlichen Wirbelsäule. Arch. f. Anat. u. Entw.-gesch. **77** (1879) 138. — Ballantyne, J. W.: The spinal column in the infant. Edinburgh med. J. **37** (1891) I, 913. — Becker, K.: Ernährungsstudien an Wanderratten und Hausratten. Schädlingsbek. **42** (1950) 115. — Becker, K.: Haarwechselstudien an Wanderratten. Biol. Zbl. **71** (1952) 626. — Bickerman, H. A.: The respiratory system in the aged. Chapt. 22 in: Cowdry's Problems of Ageing. 3. Auflage. Baltimore 1952. — Clemens, H. J.: Untersuchungen über das maximale Lungenluftvolumen. Morph. Jb. **95** (1955) 448. — Clemens, H. J.: Training und Lungenwachstum. Morph. Jb. **96** (1956) 417. — Cohn, R.: Factors affecting the postnatal growth of the lung. Anat. Rec. **75** (1939) 195. — Cohn, R.: The postnatal growth of the lung. J. thorac. Surg. **9** (1940) 195. — Dahme, Th.: Die Kapazität der Lungen bei Hunden verschiedener Rassen. Vet.-med. Diss. Tierärztl. Hochschule Berlin 1922. — Davis, E. D., and O. Hall: The seasonal reproductive condition of female Norway (Brown) rats in Baltimore, Maryland. Physiol. Zool. **24** (1951) 9. — Dawson, Alden B.: Anat. Rec. **34**, Heft 5, 351. — Donaldson, H. H.: The rat. Data and reference tables. Memoirs of the Wistar institute of anatomy and biology No. 6. Philadelphia, 1924. — Duken, J.: Über Fehlerquellen bei der Röntgenuntersuchung von Lunge und Zwerchfell des Kindes. Münch. med. Wschr. (1921) 391. — Duken, J.: Die Besonderheiten der röntgenol. Thoraxdiagnostik im Kindesalter als Grundlage für die Beurteilung der kindlichen Tuberkulose. G. Fischer Verlag, Jena 1924. — Engel, St.: Die Lunge des Kindes. Thieme, Stuttgart 1950. — Erdheim, J.: Rachitis und Epithelkörperchen. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-Naturw. Kl. **90** (1914) 365. — Frey, H.: Untersuchungen über

das Rumpfskelett (Morphologischer Aufbau von Brustkorb und Wirbelsäule unter Berücksichtigung der Formentwicklung des Brustkorbes). *Morph. Jb.* **62** (1929) 355. — Frey, H.: Über die Form des menschlichen Brustbeins. *Morph. Jb.* **76** (1935) 516. — Gräper, L.: Brustorgane des Kindes. In: *Hdb. d. Anat. d. Kindes* v. Peter, Wetzel und Heiderich, 1. Band, 2. Lieferung, München 1928, 293. — Gravinghoff, W.: Röntgenanatomie der Brust- und Bauchorgane. In: *Hdb. d. Anat. d. Kindes*, v. Peter, Wetzel und Heiderich, 1. Band, 3. Lieferung, München 1934, 416. — Gundobin, N. P.: Die Besonderheiten des Kindesalters. Deutsche Ausgabe von S. Rubinstein, Berlin 1912. — Hamm, J., und H. Kleinsorg: Der Einfluß der Körperhaltung auf die Lungenvolumina Gesunder in verschiedenen Altersgruppen. *Dtsch. Arch. f. klin. Med.* **203** (1956) 234. — Hamm, J., und H. Kleinsorg: Der Einfluß der Körperhaltung auf die dynamischen Atemgrößen Gesunder verschiedenen Lebensalters. *Dtsch. Arch. f. klin. Med.* **203** (1956) 319. — Hasselwander: Bewegungssystem, spez. Teil. In: *Hdb. d. Anat. d. Kindes* v. Peter, Wetzel u. Heiderich, 2. Band, 3. Lieferung, München 1931, 438. — v. Hayek, H.: Die Lunge. *Hdb. d. Zool.* 8. Band, 3. Lieferung, 5 (8), 1–24. Berlin 1956. — v. Hayek, H.: Die menschliche Lunge. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1953. — Heiss, R.: Der Atmungsapparat. In: *Hdb. d. mikrosk. Anat. d. Menschen* **V**, 1936. — Hofbauer, L.: Verbildungen des Brustkorbes als Folge von Atmungsstörungen. *Lubarsch-Ostertag Ergebnisse* **XIX**, Jahrgang, II. Abt. — Kirsch, O.: Grundlagen der Orthodiagraphischen Herzgrößen- und Thoraxbreitenbeurteilung im Kindesalter. Beihefte z. *Jb. Kinderheilk.* hrsg. v. A. Czerny, 23, Berlin 1929. — Lauffer, G.: Die Kapazität der Lungen und die Herzgröße bei der Katze, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Brustorgane bei der Katze. *Vet.-med. Diss. Tierärztl. Hochsch. Berlin* 1921. — Long, J. A., and H. M. Evans: The oestrus cycle in the rat and its associated phenomena. *Experimental studies in the physiological anatomy of reproduction. Memoirs of the Univ. of. Cal.* **6** (1922). — Maresh, M. N., and A. H. Washburn: *Amer. J. dis. child.* **56** (1938) 33. — Molthof, K.: Untersuchungen an Pferden über das Verhältnis der Kopfhöhlen- zur Lungenkapazität und Bemerkungen über die letztere im Verhältnis zum Brustraum. *Vet.-med. Diss. Tierärztl. Hochsch. Berlin* 1910. — Nobaek, G. J.: The lineal growth of the respiratory system during fetal and neonatal life as expressed by graphic analysis and empirical formulae. *Amer. J. Anat.* **36** (1925) 235. — Outhouse, J., and L. B. Mendel: The rate of growth. 1. The influence on the skeletal development of the Albino Rat. *J. exper. Zool.* **64**,₂ (1932/1933) 257. — Pfuhl, W.: Wachstum und Proportion. In: *Hdb. d. Anat. d. Kindes* v. Peter, Wetzel u. Heiderich, 1. Band, 2. Lieferung, München 1928. — Rainoff, I.: Untersuchungen über das maximale Atemvolum und seine Beziehung zu Körpergröße, Körpergewicht, Brustumfang und Brustspielraum. *Inaug. Diss. Freiburg, Springer Verlag, Berlin* 1927. — Rössle, R., und F. Roulet: Maß und Zahl in der Pathologie. *Pathologie und Klinik in Einzeldarstellungen* **V**. Berlin-Wien 1932. — Scammon, R. E.: *Acta paediatr. Stockholm* **11** (1930). — Scammon, R. E.: A summary of the anatomy of the infant and child. In: *J. A. Abt's Pediatrics* **1** (1923) 257. — Semmler, A.: Untersuchungen über die Größenverhältnisse von Herz und Lunge gegenüber Größe, Lebend- und

Schlachtgewicht bei zwei verschiedenen Schweinerassen. Vet.-med. Diss. Bern 1913. — Slonaker, J. R.: The normal activity of the albino rat from birth to natural death, its rate of growth and the duration of life. J. Animal Behavior **2** (1912) 20. — Strong, R. M.: The order, time, and rate of ossification of the albino rat (*Mus norvegicus albus*) skeleton. Amer. J. Anat. **36** (1925) 313. — Thierfelder, J.: Die Lungenfrisch- und -trockengewichte sowie die anatomischen Volumina bei der Albinoratte in verschiedenen Lebensaltern. Morph. Jb. 99 (1958) 286. — Zeltner, D.: Entwicklung des Thorax von der Geburt bis zur Vollendung des Wachstums und ihre Beziehungen zur Rachitis. Jb. f. Kinderheilk. **78** Erg. Heft (1913) 150. — Zeltner, E.: Die Beziehungen zwischen Brustwachstum, Schädelwachstum und Körpergewichtszunahme bei Säuglingen. Jb. f. Kinderheilk. und physische Erziehung von O. Heubner und A. Czerny. **74** (1911) 421, der III. Folge 24. Band.

Dr. Hans René Rufer
Berlin-Dahlem
Königin-Luise-Straße 15

*Aus dem Anatomischen Institut und Museum
der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald
(Direktor: Prof. Dr. med., Dr. phil. R. N. Wegner)*

Zur Morphologie des Mundbodens der Urodelen¹

Untersuchungen an *Cryptobranchus japonicus*

Von

G. H. Schumacher

Mit 10 Abbildungen

(Eingegangen am 6. September 1957)

In den anatomischen Monographien über *Cryptobranchus japonicus* findet man bei Schmidt, Goddard, van der Hoeven (1862), Humphry (1872) und Osawa (1904) bereits Angaben über die hier untersuchte viscerele Muskulatur. Der Mangel an gründlicher Ausführlichkeit dieser Darstellungen läßt sich jedoch im Hinblick auf die lückenhaften und unterschiedlichen Resultate nicht übersehen.

Die vergleichenden Arbeiten von Fischer (1864), dem wir die Grundvorstellungen über den Bau der visceralen Muskulatur der Derotremen und Perennibranchiaten verdanken, sowie die gründlichen, auf breiter Basis geführten Untersuchungen von Drüner (1902–1904) über die Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskulatur der Urodelen füllen diese Lücke aus und geben uns mit den Ergebnissen von Ruge (1897) über die vom N. facialis innervierten Muskulatur und den Darstellungen von Luther (1914) über die vom N. trigeminus innervierten intermandibulären Muskeln eine hinreichende Vorstellung über Muskeln und Nerven im Mundboden und im Halsabschnitt der Urodelen.

Letztgenannte Forscher befassen sich vornehmlich oder speziell mit Homologienachweisen und beschränken ihre Darstellungen auf bestimmte Muskelgruppen. So setzt sich unsere Kenntnis über die

¹ Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

Morphologie des Mundbodens der Urodelen aus einem Mosaik von Einzeldarstellungen zusammen. Unter dem Blickwinkel dieser aus dem morphologischen Zusammenhang herausgelösten Teilbetrachtungen wird die Vorstellung einer wirklichen Morphologie aber stark eingeengt. Bekanntlich setzt sich eine Funktion aus der Tätigkeit mehrerer Muskeln — unabhängig von ihrem Innervationsgebiet — zusammen und, um den wirklichen Verhältnissen näherzukommen, muß man das Mosaik der Einzeldarstellungen durch eine morphologisch-funktionelle Gesamtbetrachtungsweise zu erweitern suchen. Hier genügt es jedoch nicht, die Muskulatur oder Nerven allein darzustellen, sondern möglichst alle Bausteine wären zu erfassen. Eine viel zu geringe Berücksichtigung findet z. B. das Bindegewebe und der Fascienapparat. Aber nicht allein die Registrierung der Bausteine, sondern auch die Kenntnis ihres Zusammenhanges und ihrer Beziehungen zueinander sind für das Verständnis der wichtigen Funktionen, wie z. B. die Mundöffnung und Schließung für die Inspiration und Aspiration von besonderer Wichtigkeit. Die Monographien vermitteln bei der Aufzählung und Beschreibung morphologischer Einzelheiten keine verbindenden Vorstellungen, selbst wenn sie über den Rahmen von Einzeldarstellungen verschiedener Muskel- und Nervengruppen hinausgehen.

In der nachfolgenden kleinen Arbeit soll versucht werden, an Hand einer Schichtenpräparation ein topographisches Studium des Mundbodens eines Urodelenvertreters durchzuführen, welches besonders das Verhältnis von Muskeln und Fascien berücksichtigt. Ähnliche Untersuchungen sind bereits von Hacker und Schumacher (1955) an *Testudo graeca* ausgeführt worden. Noch immer haben die Fascienverhältnisse nicht die Berücksichtigung gefunden, deren dieselben wert sind. Es ist daher in dieser Arbeit besonders auf eine sorgfältige Darstellung der Fascienverhältnisse Rücksicht genommen worden. Die Arbeit bildet mit einer demnächst erscheinenden Publikation über die Kaumuskulatur von *Cryptobranchus japonicus* die Grundlage zu einer Funktionsanalyse der Mundöffnung und -schließung. Ein Vergleich dieser Untersuchungen zu anderen Urodelen fehlt noch, ein solcher kann aber hier leicht angeschlossen werden. Die bereits vorhandenen Angaben über *Cryptobranchus japonicus* erfahren gleichzeitig eine Nachprüfung, was im Hinblick auf die Seltenheit des im Untersuchungsgut der einzelnen Forscher angegebenen Materials und den zum Teil unterschiedlichen Angaben doch wünschenswert ist.

Die große Fülle der verschiedenen Nomenklatur läßt es als sinnreich erscheinen, der Muskelbeschreibung jeweils einen sich auf *Cryptobranchus japonicus* beziehenden kurzen Synonymenhinweis vorangehen zu lassen. Eine ausführliche Synonymieübersicht findet sich bei Edgeworth und ist von mir für *Cryptobranchus japonicus* an anderer Stelle zusammengestellt worden.

Durch glückliche Umstände vermehrte sich unser Besitz von bereits 2 vorhandenen *Cryptobranchus japonicus*-Exemplaren auf 6 Präparate, so daß ich an Hand dieses schönen Materials meine Untersuchungen im oben angeführten Sinne durchführen konnte. Die hier präparierten Exemplare hatten eine gesamté Körperlänge von 60, 88, 90, 105 und 120 cm.

Für die Überlassung des kostbaren Materials möchte ich an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. med. et phil. R. N. Wegner meinen besten Dank sagen. Besonders danke ich auch unserem akademischen Zeichner, Herrn Johannes Schubert, für die Herstellung der Zeichnungen zu dieser Arbeit.

1. Schicht

Die Pars intermandibularis der Fascia colli superficialis

Nach Abheben der äußeren Haut stößt man auf eine den Mundboden oberflächlich bedeckende Bindegewebsschicht, die ich als Fortsetzung der Fascia colli superficialis, Pars intermandibularis, bezeichne. Entlang des ventralen Mandibularrandes verschmilzt sie mit dem Bindegewebe der äußeren Haut und dem Periost. Bei manchen Präparaten erfährt sie caudalwärts am hinteren Rande des M. intermandibularis posterior und des M. constrictor colli durch die Verwachsung mit der äußeren Haut eine scharfe Begrenzung zur Halsregion, in anderen Fällen ist die Abgrenzung nach caudal nicht so scharf. Hinter dem Mundwinkel setzt sie sich dorsalwärts auf die Kiefermuskeln fort. Sie liegt der Muskelfascie des Intermmandibularis anterior, posterior sowie der des Constrictor colli mehr oder weniger eng an. Entlang des Mandibularbogens überspannt sie an dessen Medialseite den Sulcus submandibularis von ventral her. Letzterer ist von lockerem Bindegewebe ausgefüllt, in welchem die submandibulären Äste des N. trigeminus sowie die Rr. mandibulares der A. und V. facialis nach rostral verlaufen. Eine besonders starke Ausbreitung erfährt das subcutane Bindegewebe an den Seitenpartien des Halses, wo es schwammig verdickt wird und stark mit Fett durchsetzt ist. Im Nackenbereich setzt es sich auf die Dorsalaponeurose fort, nimmt jedoch zur Medianlinie sehr an Stärke ab, ohne dieselbe zu erreichen. Das Bindegewebe wird hier recht derb und filzig und verwächst bei manchen Präparaten mit der darüber

befindlichen äußeren Haut und der Dorsalaponeurose zu einer festen Platte.

Entfernt man die Pars intermandibularis, so stößt man auf eine darübergelegene dünne Muskelplatte, die den ganzen Mandibularbogen und den vorderen Halsabschnitt durch querverlaufende Fasern verspannt und so eine Art Diaphragma oris bildet. Sie setzt sich aus den Mm. intermandibularis anterior, posterior und dem M. constrictor colli zusammen. Wir beginnen in unserer Besprechung mit dem rostral gelegenen M. intermandibularis anterior.

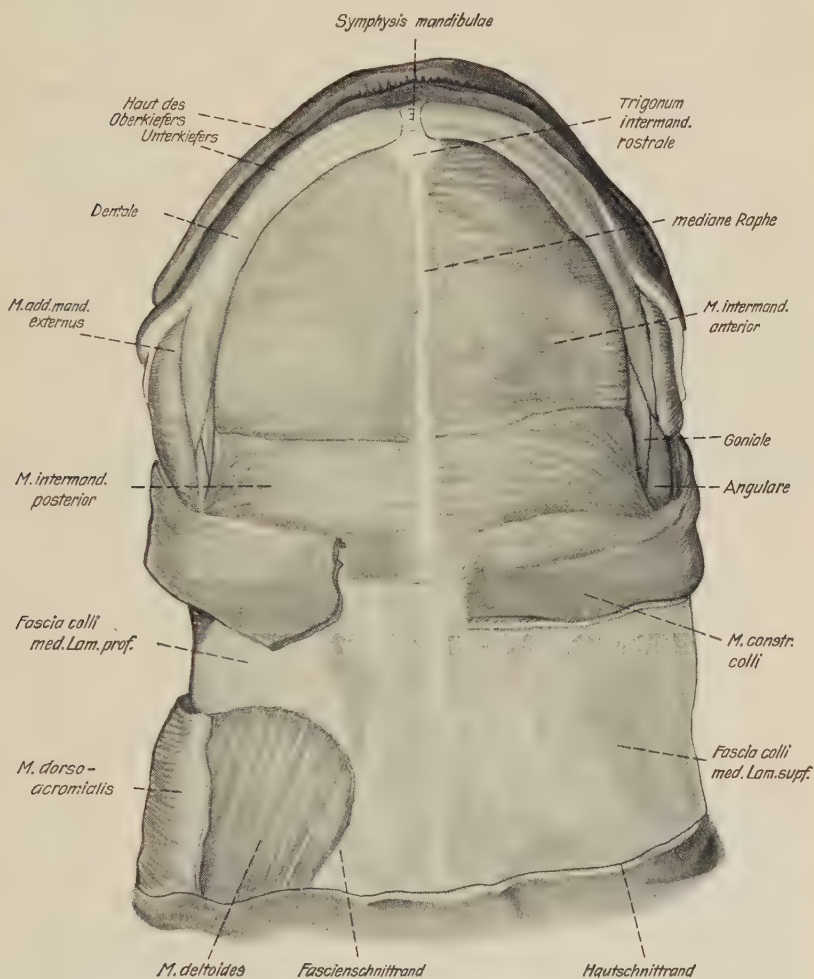


Abb. 1. 1. Schicht: Ventrale Ansicht der oberflächlichen Muskeln des Mundbodens und des Halses von *Cryptobranchus japonicus*. Maßstab $\frac{6}{10}$ d. nat. Größe.

Die subcutane intermandibuläre Muskelplatte

Der *M. intermandibularis anterior*

Mylohyoideus anterior — Fischer (1864), Osawa (1902). $C_2 m v$ (post.) — Ruge (1897). Intermandibularis posterior — Drüner (1904), Luther (1914).

Als dünne Muskelplatte bedeckt er die vordere Hälfte des Mundbodens. Seine Fasern, die den Ausschnitt des hufeisenförmig gebogenen Unterkiefers transversal verspannen, nehmen ihren Ursprung vom Dentale und Goniale. Während er im rostralen Drittel und im Caudalbereich des Mandibularbogens fleischig vom ventromedialen Rande des Dentale bzw. von der Medialseite des Goniale erfolgt, bilden die mittleren Fasern Endsehnen, die sich zu einer dünnen, zusammenhängenden Platte vereinigen. Diese legt sich der Medialfläche des Unterkiefers an und verwächst am Dorsalrande der Mandibel mit dem Periost. Hierdurch wird die Ursprungslinie dorsalwärts hinausgeschoben und erreicht etwa in Höhe des hinteren Zahnbesatzes ihren Gipfelpunkt. Im Bereiche des Proc. coronoides fällt sie wieder ventralwärts ab, ohne jedoch den gleichen Tiefstand zu erreichen wie im rostralen Drittel. Durch den dorsalwärts verschobenen Ursprung entsteht zwischen Muskel und ventralem Mandibularrand eine dorsal einschneidende Spalte, die als „Sulcus submandibularis“ bereits erwähnt wurde. Die Muskelfasern beider Seiten treffen sich in einer medianen Raphe, die sich rostral, unmittelbar caudal von der Symphysis mandibulae, zu einer dreieckigen Sehnenplatte, dem „Trigonum intermandibulare rostrale“ erweitert.

Der vordere ventrale Teil des von Humphry (1872) in seiner Abbildung (Figur 5, Pl. II) als Subcutaneus colli bezeichneten Muskels könnte möglicherweise mit dem hier beschriebenen identisch sein. Nach ihm soll der Subcutaneus colli als Hautmuskel ein Vertreter des Panniculus carnosus und des Platysma myoides sein.

Der *M. intermandibularis posterior*

Constrictor faucium externus — Schmidt, Goddard, v. d. Hoeven (1862). Mylohyoideus posterior — Fischer (1864), Osawa (1902). $C_2 h v$ — Ruge (1897). Interhyoideus — Drüner (1904).

Er schließt sich caudal an den *M. intermand. ant.* an und verspannt die hinteren zwei Drittel des Mundbodens. Sein rostrales Drittel wird vom Intermandibularis anterior, sein Caudalrand, etwa in Höhe des Angulus mandibulae, vom *M. constrictor colli* von ventral her bedeckt. Im Insertionsbereich, der medianen Raphe, ist der

Muskel am breitesten, nach lateral konvergieren seine Fasern zum Kieferwinkel und steigen dorsal aufwärts. Sie entspringen von der caudalen Hälfte der dorso-lateralen Kante der Keratohyale, die Spina posterior jedoch freilassend, sowie vom caudalen Ende des Quadratum. Während die caudalsten Fasern nahezu quer über den Mundboden hinwegziehen und in einem Winkel von 90° die mediane Raphe erreichen, wird der Ansatzwinkel der rostralen Fasern kleiner, da sie bogenförmig von lateral nach medial-rostral verlaufen. Sie inserieren an einer suboralen Fascienplatte, die medial entlang des Mandibularbogens in der Tiefe des Sulcus submandibularis wulst-artig nach ventral vorspringt.

Der *M. constrictor colli*

C₂ v d — Ruge (1897).

Cephalo-dorso-pectoralis Drüner (1909).

Interhyoideus posterior — Edgeworth (1935).

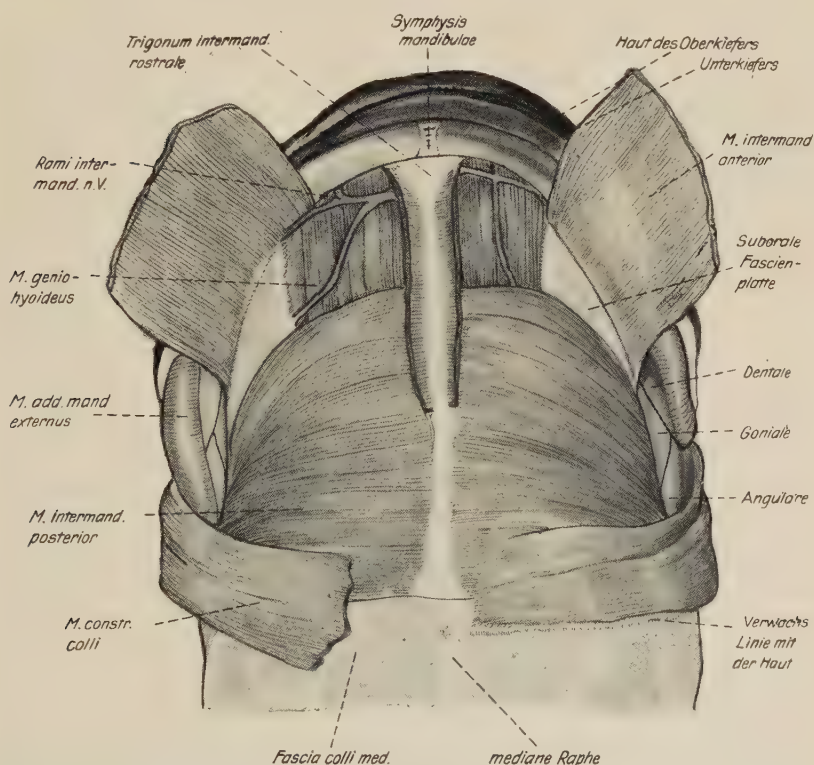


Abb. 2. 1. Schicht: Der *M. intermandibularis anterior* ist kurz vor seinem Ansatz durchtrennt und zur Seite geklappt, darunter der *M. geniohyoideus*.

Unmittelbar unter der Haut zieht der sich caudal an den Intermand. post. anschließende M. constrictor colli als platter, länglicher Muskel, in der Mitte kolbenartig eingeschnürt und an seinen Enden etwas gefächert, von der Dorsalseite des Kopfes und Nackens auf die Ventralseite des Halses. Seine von der Dorsalaponeurose entspringenden Fasern bedecken die Pars cephalo-dorso-mandibularis und ventralwärts verlaufend den größten Teil der Lateralfäche der Pars occipito-mandibularis des M. depressor mandibulae. Nachdem der Muskel den Kieferwinkel passiert hat, biegt er nach medial um und erreicht auf der Ventralseite des Halses die Fascia colli superficialis, in die er einstrahlt oder mit scharf begrenzter Linie im Bindegewebe der äußeren Haut inseriert. Bei einigen Präparaten erreichten die rostralen Fasern die mediane Raphe.

Von verschiedenen Forschern wird zwischen dem Constrictor colli und dem M. intermand. posterior keine Trennung vorgenommen. So spricht Hoffmann von einem doppelten Ursprung seines Intermaxillaris posterior bei *Cryptobranchus*, sowohl vom Zungenbeinhorn als auch von der Fascie, welche der den großen Nackenmuskel überziehenden Haut dicht anliegt. Auch Osawa macht ähnliche Angaben, Fischer nimmt gleichfalls keine Trennung vor, Ruge hingegen trennt seinen C_2 v d scharf vom C_2 h v. Er teilt den C_2 v d noch in zwei weitere, durch eine Vene getrennte Muskelbündel. Auch Drüner behandelt beide Muskeln gesondert.

Eine Gesamtbetrachtung der subcutanen intermandibulären Muskelplatte zeigt, daß sie nicht nur den hufeisenförmigen Ausschnitt des Mundbodens auskleidet, sondern caudal noch auf die vordere Halsregion übergreift. Der vorn am Ventralrand beginnende Ursprung steigt in caudaler Richtung ständig an und erreicht mit seinen hintersten Fasern die Dorsalaponeurose. So wird aus der vorderen horizontalen Querverspannung des Mundbodens im hinteren Abschnitt eine den Mundboden ventral umgreifende Muskelschlinge, der sich im vorderen Halsabschnitt eine fast ringförmige, den Äquator übersteigende Muskelbinde anschließt.

Der *M. dorso-acromialis*

M. dorso-pectoralis — Drüner.

Dieser Muskel liegt außerhalb unserer hier angestellten Betrachtungen, da er nicht zu den Muskeln des Mundbodens gehört, sondern in die Region des Schultergürtels zu verlegen ist. In der Literatur

wird er jedoch kaum erwähnt, deshalb möchte ich ihn hier nicht unberücksichtigt lassen. An allen Präparaten konnte ich diesen verschieden stark ausgebildeten Muskel darstellen. Es ist ein platter, sanduhrförmiger Muskel, der unmittelbar hinter der Spitze des zweiten Zungenbeinhornes unter bzw. in der dicken, schwammigen, lateralen, subcutanen Bindegewebsschicht in schräger Richtung, nahezu parallelfaserig vom dorsalen knorpeligen Rand des Suprascapulare, zur Ventralseite des Halses verläuft und an der Lamina supf. der Pars pectoralis der Fascia colli media mit divergierenden Fasern inseriert. Seinen Ursprung nimmt er breitflächig von der Dorsalaponeurose. Während seines Verlaufes bedeckt er einen Teil des M. trapezius, und im ventralen Abschnitt kreuzen seine Fasern den M. deltoideus im rechten Winkel.

2. Schicht

Die Fascia colli media

Die subcutane intermandibuläre Muskelplatte wird vom dorsalen Teil des Mundbodens durch eine durchgehende Fascienlage isoliert, die hier als Fascia colli media bezeichnet wird. Eine solche Fascie ist von Drüner, Ruge zwar erwähnt worden, eine zusammenhängende Darstellung fehlt jedoch trotz ihrer besonderen Bedeutung, die ihr als Isolationsschicht, Führungsschlauch, Ursprung und Insertionsareal für Muskeln und besonders bei der Aufhängung des Schultergürtels zuteil wird (Schumacher, 1956). Zur besseren Orientierung wird sie in 3 Abschnitte untergliedert:

- a) Pars intermandibularis, welche sich in dem hufeisenförmigen Rahmen des Unterkiefers ausspannt und den Mundboden überspannt,
- b) Pars cervicis, welche sich zwischen Mundboden und Schulterregion ausbreitet, und
- c) Pars pectoralis, welche die Knorpelplatten des Schultergürtels einschidet.

Die Pars intermandibularis befestigt sich rostral an der Medialfläche des Unterkiefers und weiter caudal im submandibulären Bindegewebswulst, sodann an den Lateralfächen der Keratohyalia und geht schließlich auf das Perichondrium des Quadratum über. Die mediane sagittale Raphe des Diaphragma oris einschließlich des submentalen Sehnendreiecks ist an ihrer Ventralseite angeheftet. Hier

stehen äußere Haut und Fascia colli media in direkter Verbindung miteinander und bilden auf dem Mundboden zwei paarige Fascienlogen, die von der subcutanen Muskelplatte, dem Diaphragma oris, ausgefüllt werden.

Die Pars cervicis geht lateral in die subcutane Bindegewebsplatte über und verankert sich dort.

Die sich caudal anschließende Pars pectoralis erstreckt sich bis zum Sternum und zur Linea alba. Nach Erreichen des Schulter-

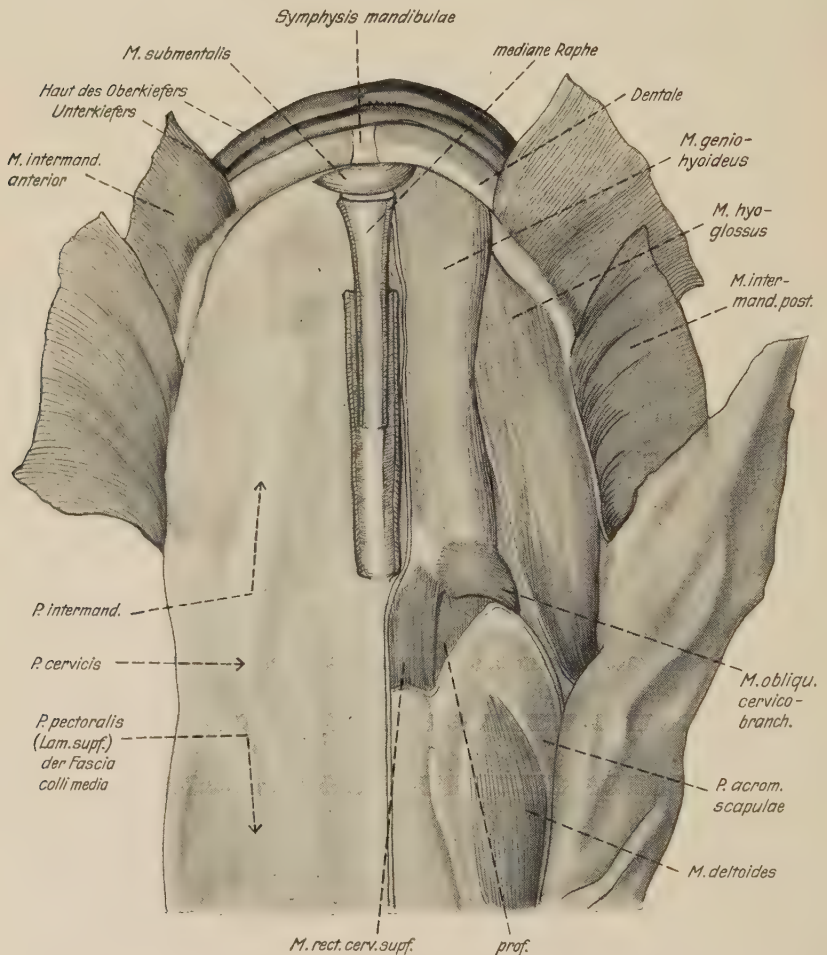


Abb. 3. 2. Schicht: Präparat wie Abb. 1. Nach Durchtrennung und Zurückschlagen der subcutanen intermandibulären Muskelplatte übersieht man links die Fascia colli media in ihrer ganzen Ausdehnung. Rechts ist die Fascie abgehoben und zur Seite gelegt, so daß man auf die Schnittländer der Fasciensepten sieht, die sich dorsalwärts in die Tiefe senken.

gürtels spaltet sie sich in zwei Blätter, eine *Lamina superficialis*, welche die *Pars coracoidea* und *P. acromialis scapulae* auf der Ventralseite überzieht, und eine *Lamina profunda*, welche der Dorsalfläche der knorpeligen, horizontalen Scapularplatten anliegt, so daß der horizontale Anteil des Schultergürtels mit den ihm anliegenden Muskeln von beiden Fascienblättern umschlossen wird. Somit stellen die Schulterblätter trotz ihrer verschiedenen Anteile eine morphologische Einheit dar (Schumacher, 1956).

Die *Fascia colli media* ist die Ausgangsbasis verschiedener Fasciensepten, die sich nach dorsal in die Tiefe senken und alle Muskeln des Mundbodens bis zum Hyobranchialskelett in Fascienschläuche einbetten. In den Fascien liegen Nerven und Gefäße eingeschaltet, die hier den Zug- und Druckkräften der sich bewegenden Muskeln am wenigsten ausgesetzt sind.

3. Schicht

Der *M. submental*is — Fischer (1864), Osawa (1902)

Submaxillaris — Hoffmann (1873—1878). *C₂ m v* (ant.) — Ruge (1897).

Intermandibularis anterior — Drüner (1904), Luther (1914).

Unmittelbar dorsal vom Trigonum intermandibulare rostrale befindet sich ein kleiner, kräftiger, gedrungener Muskel, der die bindegewebige Symphyse caudal überspannt. Seine Befestigung nimmt beiderseits die ganze Breite der Innenseite des Dentale ein. Einige wenige Fasern strahlen in die Mundhaut ein, die mit dem Periost des Unterkiefers in enger Verbindung steht. Die vorderen Fasern verlaufen transversal, die hinteren im entspannten Zustand u-förmig von einer Kieferseite zur anderen.

Osawas Behauptung, daß dieser Muskel die vorderste Portion des Mylohyoideus darstellen soll, kann ich nicht bestätigen. Trotz gleicher Innervation beider Muskeln sind beide völlig voneinander getrennt und unterscheiden sich deutlich durch ihre unterschiedliche Struktur. Auch Ruge schreibt von einer ausgesprochenen Individualität des *C₂ m v* (ant.) bei *Cryptobranchus*. Die von ihm angegebene mediane Raphe konnte ich bei keinem meiner Präparate finden, obgleich ich durch die bei Luther wiedergegebene, von Ruge übernommene Abbildung (S. 129, Fig. 90) ein besonderes Augenmerk darauf gerichtet habe. Der Muskel beteiligt sich im rostralsten Teil des Mundbodens am transversalen Spannungssystem des *Diaphragma oris*.

Der *M. geniohyoideus* — Osawa (1902)

Levator maxillae inferioris longus — Schmidt, Goddard, v. d. Hoeven (1862). Maxillo-hyoideus (Genio-hyoideus) — Hoffmann (1873–1878).

M. geniohyoideus (medialis), rectus hypobranchialis superficialis anterior Drüner (1904).

Es ist ein langgestreckter, paariger, schmaler Muskel, dessen flache Muskelbäuche paramedian vom vorderen Bogen des Unterkiefers in gerader Richtung nach caudal ziehen. Im allgemeinen sind beide Muskelbäuche durch einen Fascienstreifen voneinander

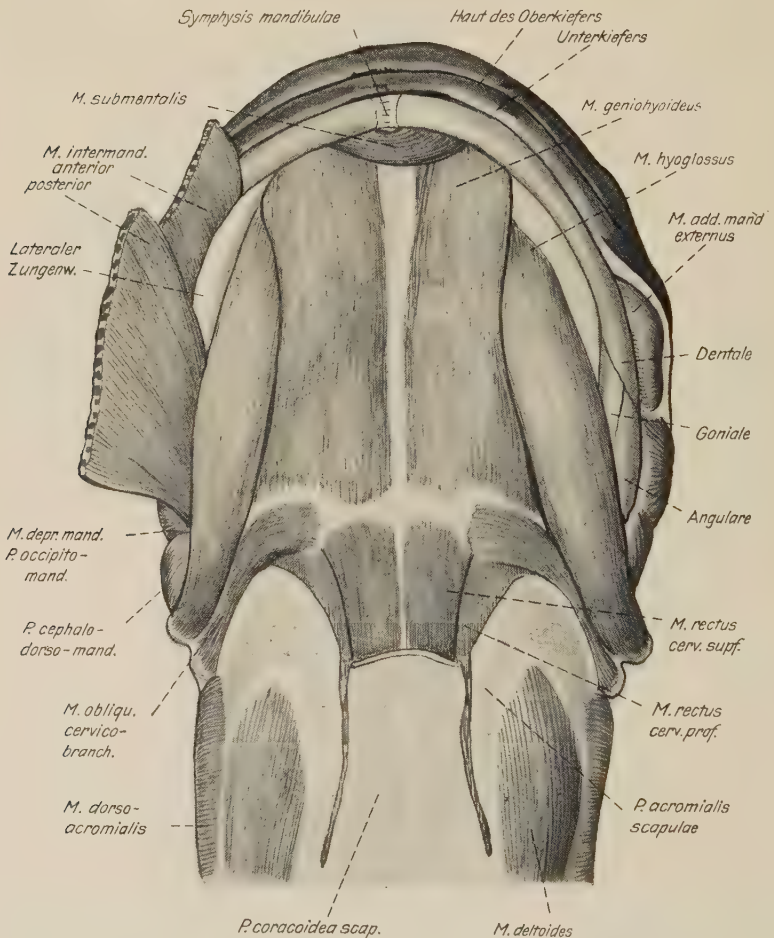


Abb. 4. 3. Schicht: Das gleiche Präparat wie Abb. 1 nach Entfernung der Fascia colli media. Überblick über die subhyo-branchiale Muskelschicht.

getrennt, in manchen Fällen finden sich jedoch im caudalen Abschnitt Verflechtungen beider medialer Faseranteile. Am Ursprung, zu beiden Seiten der Symphysis mandibulae, werden beide Muskeln durch den massiven M. submentalis auseinander gedrängt. Rostral überdeckt der Geniohyoideus bei ventraler Ansicht das mediale Insertionsstück des M. hyoglossus, zieht nahezu parallel mit ihm nach caudal und entsendet kurz vor seiner Insertion zwei auseinanderweichende Faserbahnen. Die mediale inseriert an einem fascienartigen Sehnenstreifen, der in Höhe des Kieferwinkels quer über den Mundboden läuft und außerdem zwei weiteren Muskeln zum Ansatz dient. Die laterale Faserbahn strahlt in ein Fascienseptum aus, welches sich in die Spalte zwischen M. geniohyoideus und M. hyoglossus einsenkt und am Keratohyale befestigt.

Der *M. rectus cervicis superficialis*

Levator maxillae inferioris brevis — Schmidt, Goddard, v. d. Hoeven (1862).

Geniohyoideus, med. access. Kopf — Osawa (1902).

Sternohyoideus, Rectus supf. hypobranchialis posterior — Drüner (1904).

Dieser Muskel kann als eine Absprengung des Rectus cervicis profundus aufgefaßt werden. Das schmale, platte, paarige Muskelbündel erscheint unter dem vorderen Rand der Pars acromialis scapulae und zieht parallelfaserig, das mediale Drittel des M. rectus cervicis prof. bedeckend, nach rostral, umgegenüber dem M. geniohyoideus als zweiter Muskel an dem erwähnten fascienähnlichen Sehnenstreifen zu inserieren. Seinen Ursprung nimmt er von der medialen Hälfte der zweiten und dritten Inscriptio tendinea des M. rectus cervicis profundus. Drüners Angabe, daß der Muskel mit dem der anderen Seite verschmolzen sei, kann ich nur bedingt zustimmen, da ich nur in einem Falle eine geringe Verflechtung der medialen Fasern beider Seiten beobachten konnte.

Der *M. obliquus cervico-branchialis*

Constrictor faucium internus — Schmidt, Goddard, v. d. Hoeven (1862). Geniohyoideus, lat. access. Kopf — Osawa (1902).

Subarcuales obliqui (ii u. iii) — Drüner (1904), Edgeworth (1935).

Erst nach Entfernen des Schultergürtels kann man den Muskel von ventral ganz übersehen. Mit seiner S-bogenförmigen Krümmung legt er sich lateral um den Rectus cervicis prof. und mit einer dorso-

lateralen Schleife an das Keratohyale II an, wo er nach caudal ein schmales Muskelbündel abspaltet. Er entspringt von der Spitze und der ventro-lateralen Kante der distalen Hälfte des Keratobranchiale II, läuft als parallelfaseriges Muskelbündel am Keratobranchiale II nach medial, um als dritter Muskel lateral in den fascienähnlichen queren Sehnenstreifen einzustrahlen. Das caudal abgespaltete Muskelbündel schlingt sich von ventral um die zweite Kiemenbogenarterie und vereinigt sich kurz vor der Insertion des Obliquus wieder mit ihm.

Der von Schmidt, Goddard, v. d. Hoeven angeführte Constrictor faucium internus entspricht in seinem Ansatz dem hier beschriebenen Muskel. Sein vom Os quadratum angegebener Ursprung ließ sich jedoch nicht auffinden.

Während der Muskel von Osawa als lateraler akzessorischer Kopf des Geniohyoideus nur unvollständig erwähnt wird, beschreibt ihn Fischer bei *Cryptobr. jap.* gar nicht.

4. Schicht

Die Fascia intermandibularis profunda

Nach Abheben des *M. geniohyoideus* stößt man wieder auf eine Fascienlage, die caudal noch relativ dünn und durchsichtig ist, nach rostral aber an Stärke zunimmt. Sie bekleidet das Hypohyale, das Insertionsgebiet des *M. hyoglossus* und des *M. rectus cervicis prof.* sowie die Glandula thyroidea von ventral. Mit dem Hypohyale und dem Bindegewebe, welches das Corpus hyoidis einschließt, ist sie fest verwachsen, nach dorsal setzt sie sich in dem seitlichen Zungenwulst fort. Mit dem 2. Kiemenbogen steht sie durch ein Septum, welches sich zwischen dem Lateralrand des Geniohyoideus, dem Rectus cervicis prof. und dem Medialrand des Hyoglossus in die Tiefe senkt, in breiter Verbindung. Im caudalen Abschnitt setzt sich ein medianes Septum nach dorsal zur ventralen Pharynxwand fort und trennt die beiden Bäuche des *M. rectus cervicis prof.* voneinander.

Der *M. hyoglossus* — Schmidt, Goddard, v. d. Hoeven (1862)

Ceratohyoideus externus — Fischer (1864), Hoffmann (1873—1878), Osawa (1902). Branchio-hyoid — Humphry (1872).

Ceratohyoideus — Drüner (1904).

Nach Entfernen der tiefen Fascienlage kann man den *M. hyoglossus* und *Rectus cervicis prof.* ganz übersehen. Als parallelfaseriger

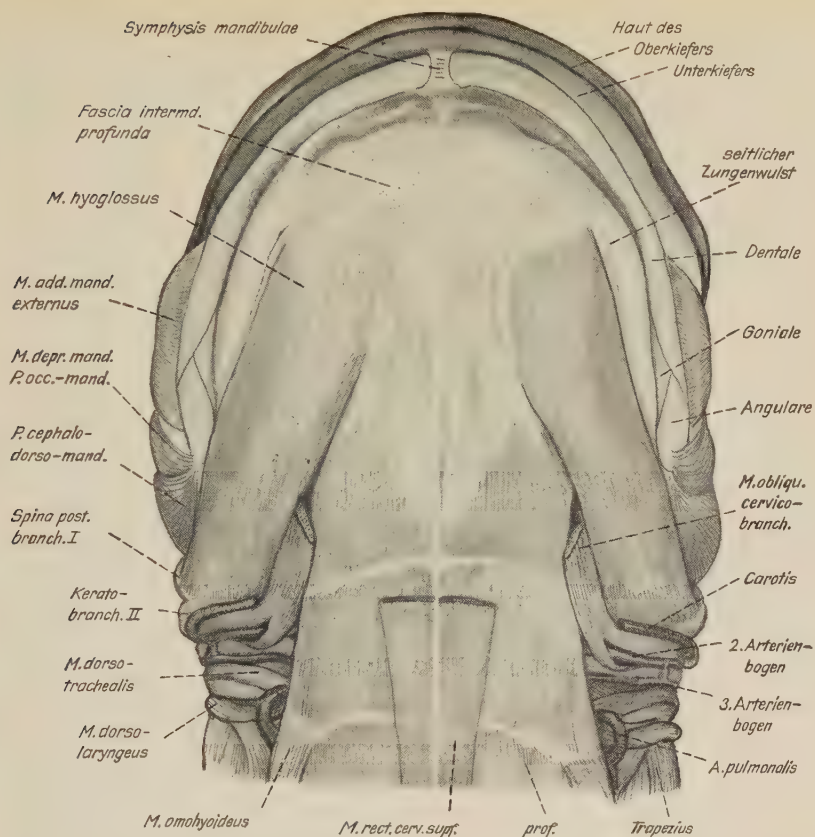


Abb. 5. 4. Schicht: Gleiches Präparat wie Abb. 1. Die subhyobranchiale Muskellage ist entfernt, man erkennt das tiefe Fascienblatt des Mundbodens.

Muskel zieht er von caudal dorsal nach rostral und etwas medial, der Form und Lage des Keratohyale folgend, und verbindet Branchial- und Hyalskelet miteinander. Sein ausgedehnter Ursprung breitet sich mit medialen Fasern, lateral vom Lig. interbranchiale mediale, auf dem ganzen rostralen Rand des Keratobrachiale II bis zur Spina caudalis aus und greift mit lateralen Fasern auf das Lig. interbranchiale laterale über, um so das Branchiale I, besonders die nach dorsal aufgebogene Spitze, ganz einzumauern. Nach rostral ziehend, verläßt er das nach medial umbiegende Branchiale und inseriert an der rostro-ventralen Spitze des Keratohyale, dem rostro-medial aufsitzenden Knorpelhöckerchen, der dicken Bindegewebslage auf dem Corpus hyoidis, dem ventralen Rand der Extremitas

keratohyoidis des Hypohyale und mit seitlich abzweigenden Fasern an dem lateralen Zungenwulst. Dieser findet sich bei *Cryptobranchus japonicus* an Stelle einer beweglichen, frei vorspringenden Zunge und ist, wie bereits erwähnt, als Fleischwulst im Sulcus submandibularis zu beobachten.

Der *M. rectus cervicis profundus* — Edgeworth (1935)

Sterno-hyoideus — Fischer (1864), Humphry (1872), Osawa (1902).

Thoracico-hyoideus — Hoffmann (1873—1878).

Rectus profundus hypobranchialis (Abdomino-hyoideus) — Drüner (1904).

Dieser kräftige, parallelfaserige, zwischen Schultergürtel und Herzbeutel gelegene Muskel kann als der craniale Teil des Rectus abdominis angesehen werden. Der *M. rectus abdominis* wird bekanntlich durch den *M. obliquus abdominis externus* und *internus* gebildet, indem die Fasern der schrägen Bauchmuskeln in der Mitte des Rumpfes parallel zueinander auslaufen. Etwa in Höhe des Pericardäquators, wo die schrägen Bauchmuskeln ihren Anfang nehmen, findet nach rostral eine Individualisierung dieser parallelen Muskelfaserzüge statt. Seine ursprüngliche Gliederung beibehaltend, entwickelt er sich zu einem kräftigen, paarigen Muskelstrang, der nur mit einigen medialen Fasern seinen Ursprung vom Corpus sterni nimmt. Kurz vor seinem Ansatz konvergieren seine Fasern sehr stark, so daß der Muskel im Bereiche des Mundbodens pyramidenartig oder zwiebelähnlich zugespitzt erscheint. Mittels einer kräftigen Endsehne inseriert er an den knorpeligen, rostro-medialen Enden des Hypobranchiale II und Branchiale I sowie an der Copola corpus hyoidis. Seine Sehne bedeckt die Articulationsstellen der Branchialbögen mit der Copola, wodurch die gelenkige Verbindung eine besondere Festigkeit erfährt. Nach dorsal setzt sich die Insertion bis auf die ventrale Tracheal- und Pharynxwand fort und schließt so das ganze rostro-mediale Stück des Hypobranchiale ein. Das ventrale Längssystem der Abdominal-Muskulatur findet also bei *Cryptobranchus* noch keine Unterbrechung des Systems durch den Brustkorb, sondern setzt sich kontinuierlich nach rostral fort.

Zu beiden Seiten der Pyramidenschkel befindet sich die platte, dreikantige, spindelförmige, bei einem Präparat von 90 cm Gesamtlänge, etwa 3 cm lange, 1 cm hohe und 0,2 cm breite Glandula thyreoidea. Sie liegt allseitig von Fasciengewebe eingehüllt in einer tiefen Spalte zwischen Muskel und Branchiale I.

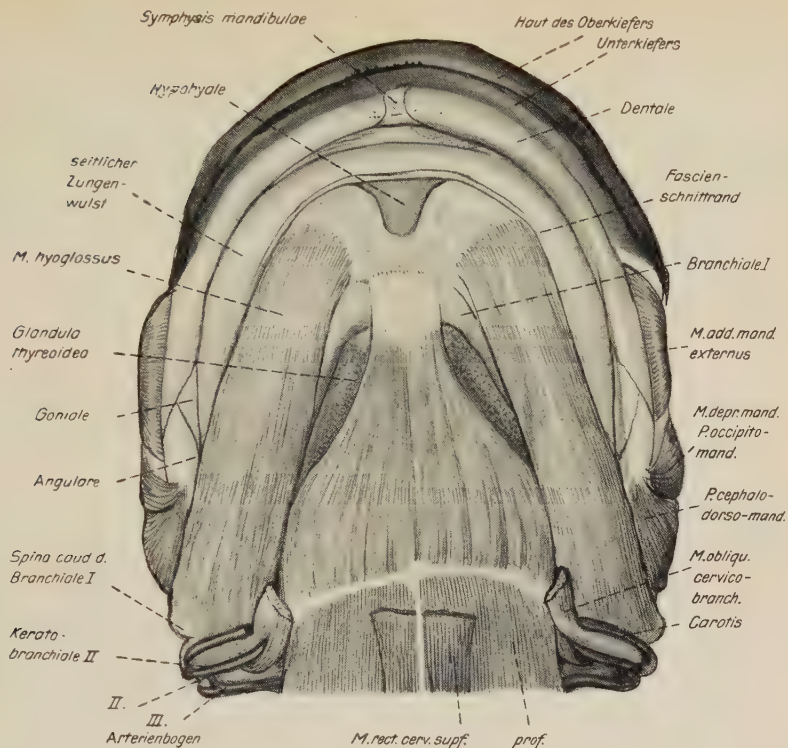


Abb. 6. 4. Schicht: Nach Wegnahme der Fascie sind die tiefen Muskeln des Hyobranchialskelets dargestellt. Maßstab $\frac{1}{2}$ d. nat. Größe.

Den von Drüner angegebenen Ursprungspunkt an der Austrittsstelle der Arterienbögen aus dem Herzbeutel sehe ich nicht als solchen an. Hier ist die erste Inscriptio tendinea mit dem Herzbeutel verwachsen, so daß ein Ursprung von Muskelfasern nur vorgetäuscht wird. Daß von den 5 Inscriptiones tendineae, welche den Muskel untergliedern, nur die ersten beiden bis zur Mittellinie gelangen sollen, kann ich nicht bestätigen. Bei meinen Präparaten erreichten die drei ersten immer, bei einem Präparat sogar die ersten vier, die Mittellinie, obgleich ihr mediales Stück ebenfalls nach caudal umbiegt. Die vierte Inscriptio wird von der sternalen Knorpelplatte abgedeckt, ohne jedoch mit dem Sternum verwachsen zu sein. Die fünfte ist am Corpus sterni befestigt. Nach meinen Befunden sind die ersten 3 Inscriptionen in folgender Anordnung auf der Ventralseite mit dem Herzbeutel verwachsen: Die erste Inscriptio über dem

Truncus arteriosus, die zweite am Pericardhals und die dritte an der Pericardbasis.

Hier macht sich der Vorteil eines größeren Materials durchaus bemerkbar. Man sollte eigentlich niemals ein Muskelvorkommnis als beständig betrachten, das man nicht an 10 Exemplaren untersucht hat. Dieses Ideal zu erreichen, war auch mir nicht vergönnt, aber durch das Untersuchen von 5 Exemplaren reicht mein Material doch über alles bisher bearbeitete hinaus.

5. Schicht

Der Herzbeutel

Entfernt man die *Mm. hyoglossus* und *rectus cervicis profundus* sowie den fleischigen lateralen Zungenwulst, so übersieht man das ganze Hyobranchialskelet, den Kehlkopf, die Trachea, den Herzbeutel mit den abgehenden Gefäßen und einen Teil der branchialen Muskulatur von ventral.

Das Herz liegt caudal vom Keratobranchiale II in einem birnenförmigen Pericardsack etwa in Höhe der Pars acromialis und Pars coracoidea scapulae (Schumacher, 1956). Mittels zweier Bandverstärkungen ist der bläulich silberglänzende Herzbeutel an der ventralen Pharynxwand und der Trachea, in einigen Fällen auch an der Abwinkelungsstelle zwischen Hypobranchiale II und Keratobranchiale II, befestigt. Die caudale Pericardspitze geht in die aponeurotische Linea alba über. Den kurzen Verstärkungszug zwischen Pericard und Corpus sterni habe ich als „*Lig. sterno-pericardiacum*“ bezeichnet. Caudal von der Verwachsungsstelle der dritten Inscriptio tendinea besteht eine breitflächige Verschmelzung mit der Fascie des transversalen Bauchmuskels. Die dorsale Pericardwand ist mit der ventralen Fascie des *M. dorsotrachealis* und der Ventralfläche der Trachea verwachsen. Löst man Herz und Pericard aus seinem Lager, so kann man die ganze branchiale Muskulatur von ventral übersehen.

Die branchiale Muskulatur

Der *M. levator keratobranchialis*

M. levator arcus secundi — Fischer (1864), Osawa (1902).

Levatores arcuum (branchialium) — Hoffmann (1873–1878), Edgeworth (1935).

<i>M. cephalo-dorso-pharyngeus</i>	}	— Drüner (1904).
<i>Pars dorsalis 2</i>		
<i>Levator arcus branchialis</i>		

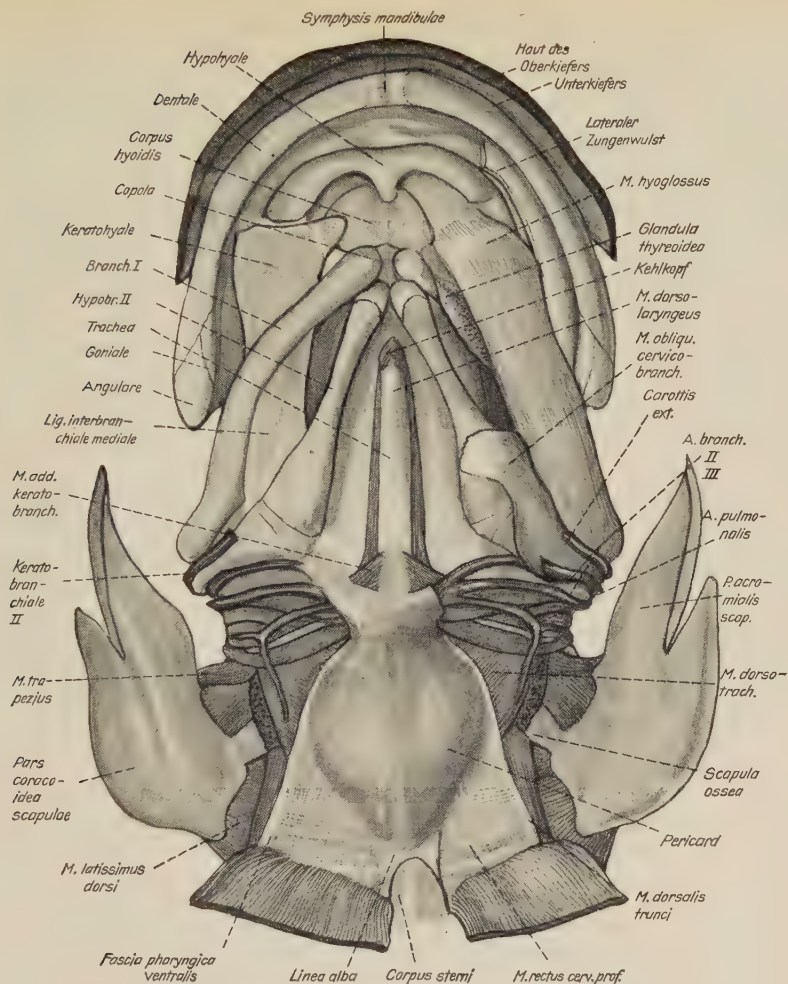


Abb. 7. 5. Schicht: Das gleiche Präparat wie Abb. 1. Beide Schulterblätter sind zur Seite geklappt, der rechte M. hyoglossus ist entfernt, der M. rectus cervicis profundus von seiner Insertion abgelöst und nach caudal zurückgelegt. Von rostral nach caudal übersieht man das Hyobranchialskelet, die Muskulatur des Kehlkopfes und die branchiale Muskulatur in ihrer Lagebeziehung zum Pericard und den großen Gefäßen. Maßstab $\frac{1}{2}$ d. nat. Größe.

Das lange, schmale Muskelbündel, welches von der Dorsalapo-neurose entspringt, wird von der Pars cephalo-dorsomandibularis und der Pars occipito-mandibularis des M. depressor mandibulae bedeckt. Im entspannten Zustand zieht er mit leichter, S-bogenförmiger Schwingung an der caudalen Spitze des Keratohyale vorbei und inseriert, zwischen Carotis externa und zweitem Arterienbogen

hindurchlaufend, auf der caudalen Knorpelkuppe des Keratobran-
chiale II, dieselbe von dorsal her umgreifend.

Drüner beschreibt bei seinem ca. 160 cm langen Exemplar noch
einen Levator arcus branchialis 1, der als ziemlich breites, dünnes
Bündel oral an dem 1. Arterienbogen, der Carotis interna vorbei-
laufend, dorsal dicht am Ursprung des M. hyoglossus (ceratohyoideus
internus), am Branchiale 1 (Ceratobranchiale 1) inserieren soll. Den
Ursprung und die Innervation dieses Muskels konnte er nicht ermit-
teln, was ihn zu der Meinung veranlaßt, daß es sich nur um einen
abgesprengten Teil des Lev. arc. branch. 2 handeln könnte. Ich
konnte einen solchen Muskel bei meinen Präparaten nicht finden.
Auch bei Hoffmann und Osawa wird ein solcher Muskel nicht
erwähnt.

Der *M. dorsokeratobranchialis*

Levator arcus tertii — Fischer (1864), Osawa (1902).

M. cephalo-dorso-pharyngeus } — Drüner (1904).
Pars dorsalis 3

Er schließt sich caudal an den Levator keratobranchialis an.
Beide Muskeln entspringen mit einer dünnen, aber breiten, zusam-
menhängenden Platte von der Dorsalaponeurose.

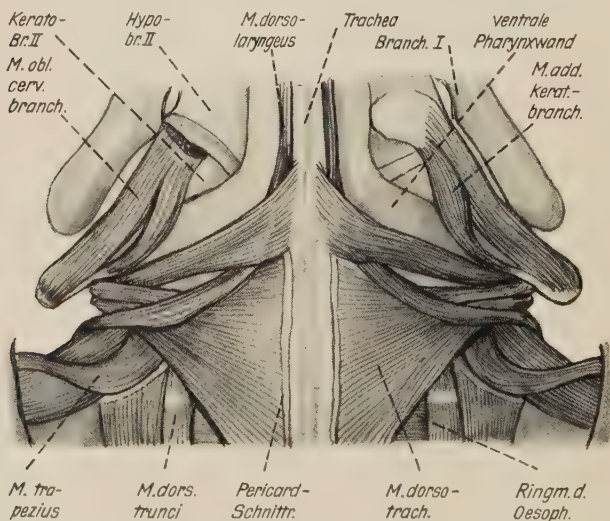


Abb. 8. 5. Schicht: Ausschnitt von Abb. 7 nach Wegnahme des Herzens und der großen Gefäße.
Übersicht über die ventralen Anteile der Kiemenmuskulatur. Maßstab $\frac{2}{3}$ d. nat. Größe.

Nach lateral und etwas caudal ziehend, bündeln sich die Muskelfasern und gelangen, caudal vom 2. Arterienbogen, hinter die Spitze des Keratohyale II, wo sie gegenüber den Fasern des Adductor keratobranchialis am Lig. keratobranchio-pharyngeale inserieren. Bei flüchtiger Betrachtung könnte man einen kontinuierlichen Zusammenhang mit dem nachfolgenden, hier entspringenden M. add. keratobranchialis vermuten. Der Sehnenstreifen liegt jedoch als scharfe, trennende Grenze zwischen beiden Muskeln.

M. adductor keratobranchialis

Hyotrachealis — Fischer (1864), Osawa (1902).

Pars ventralis, m. cephalo-dorso-pharyngei }
Pars subpharyngea } — Drüner (1904).

Von dem genannten Sehnenstreifen zieht der Muskel als langes, schmales Bündel an der Pharynxwand entlang und heftet sich mit verbreitertem, etwas nach rostral abgebogenem Insertionsstück an der Trachea an. Ventral von ihm liegt der Truncus arteriosus mit seinen Abgängen. Dorsal, kurz vor seiner Insertion, wird er vom M. dorsolaryngeus gekreuzt, dessen Umbiegungsstelle durch ihn bei ventraler Ansicht verdeckt wird.

M. dorsotrachealis — Fischer (1864), Osawa (1902)

M. cephalo-dorso-pharyngeus }
Pars dorsalis 4 (M. dorsopharyngeus 4) } — Drüner (1904).

M. dorso-pharyngeus — Edgeworth (1935).

Der Dorsotrachealis besteht aus zwei, an den Enden aufgefächerten Abschnitten. Die Pars dorsalis, welche sich unmittelbar caudal an den Dorsokeratobranchialis anschließt, wird vorn von der Pars cephalo-dorso-mandibularis des M. depressor mandibulae bedeckt. Sie nimmt ihren Ursprung von der Dorsalaponeurose, unmittelbar rostral vom M. dorso-laryngeus. Nach ventral sammeln sich die Muskelfasern und geben ein dünnes Faserbündel an das Lig. keratobranchio-pharyngeale ab, welches zusammen mit dem M. dorsokeratobranchialis, gegenüber vom Adductor keratobranchialis, inseriert. Die restlichen Fasern, die den Hauptanteil des Muskels bilden, bündeln sich zu zwei unvollständig voneinander getrennten Strängen und inserieren nach Übertritt auf die Ventralseite des Pharynx mit breiter Basis an der Ventrolateralseite der Trachea. Die fächerförmige Pars ventralis liegt zwischen der ventralen Pharynxwand

und dem dorsalen Pericardblatt. Die rostralen Fasern verlaufen nahezu quer zur Körperachse, während die caudalsten Fasern in schräger Richtung von lateral nach medial caudal ziehen.

Drüner gibt für die Insertion des Muskels drei Abschnitte an. Außer dem hier erwähnten, rostral am Lig. keratobranchio-pharyngeale und dem an der Trachea inserierenden Teil, erwähnt er ein kräftiges Bündel, welches der Mitte entstammen und an der dritten Inscriptio tendinea des *M. rectus cervicis* prof. inserieren soll. An seinem 160 cm langen Präparat bestätigt er diesen Befund jedoch nicht. Auch mir ist es nicht möglich gewesen, eine solche mittlere Faserabteilung darzustellen.

Die Muskulatur des Kehlkopfes

Der *M. dorsolaryngeus* — Fischer (1864), Osawa (1902).

Dilatator laryngis — Edgeworth (1935).

Dieser ungewöhnlich lange, schlanke, parallelfaserige Muskel entspringt von der Dorsalaponeurose, caudal vom *M. dorsotrachealis*. Zunächst zieht er lateral vom *M. trapezius* nach ventral, den *M. dorsotrachealis* und die *A. pulmonalis* kreuzend, bis in den Ansatzbereich des *M. adductor keratobranchialis*. Hier ändert er seine Verlaufsrichtung um etwa 100° und zieht paratracheal nach rostral zum

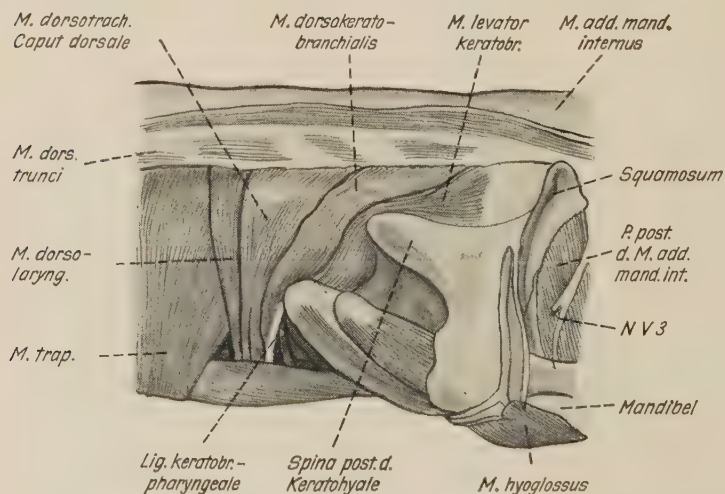


Abb. 9. Teildarstellung der rechten seitlichen Halsregion mit den dorsalen Anteilen der Kiemenmuskulatur.

Kehlkopf, wo er mittels einer dünnen Endsehne am Proc. muscularis der Cartilago lateralis ansetzt. An der Umbiegungsstelle ist der Muskel mittels einer Sehnenschlinge an der Trachea befestigt.

Die *Mm. constrictores laryngis ventrales*

Auf der Ventralseite des Kehlkopfes befinden sich zwei Muskeln, die von der Linea alba laryngis ventralis ihren Ursprung nehmen und in schräger Richtung von medio-rostral nach latero-caudal verlaufen. Der rostrale Constrictor, der den lateralen dachziegelartig überdeckt, inseriert am Proc. lateralis und an der Endsehne des M. dorolaryngeus, während der caudale, mit mehr horizontal verlaufenden Muskelfasern unter der Endsehne des Dorsolaryngeus am Proc. lateralis ansetzt.

Das Skelet des Mundbodens

Der Mundboden wird durch das Hyo-branchialskelet abgestützt, welches zum größten Teil aus Knorpel und zum geringeren Teil aus Knochen besteht. Mittels eines Bandapparates stehen die Einzelteile sowohl untereinander, als auch mit dem Schädel, der Mandibel und dem Pharynx in beweglicher Verbindung.

Das Branchialskelet mit seinen Bändern

Es wird durch zwei Bögen gebildet, die vorn mit der Copola des Corpus hyoidis artikulieren und nach caudal divergierend ein offenes V bilden. Das etwa bleistiftstarke (bei Präparaten von 90–100 cm Gesamtlänge), knorpelige Branchiale I läuft schräg von medial rostral nach lateral caudal über den Mundboden und kreuzt das parallel zum Unterkiefer gelegene Keratohyale, wodurch es eine mäßige, nach lateral und ventral konvexe Biegung erfährt. In Höhe des Kieferwinkels biegt es sich etwas nach dorsal auf, so daß sein hinteres Ende caudal und dorsal vom Kiefergelenk gelegen ist. Zwischen der Unterfläche des rostro-medialen Branchialstückes und dem Mundboden spannt sich das „Lig. branchiopharyngeale“ aus. Von der Kreuzungsstelle bis zum caudalen Ende ist es mittels eines straffen Bindegewebszuges, dem „Lig. branchiokeratohyale“, mit dem Keratohyale verbunden. Außerdem findet man als kräftige Bandverbindung zwischen beiden Branchialbögen das „Lig. interbranchiale mediale“. Es entspringt von der Medialseite des Mittelstückes des Branchiale I und inseriert an der Lateralseite des Hypo-

branchiale II. Das caudale Ende des Branchiale I besitzt einen nach caudo-medial gerichteten scharfen Knorpelgrat, von welchem ein Teil des M. hyoglossus entspringt und das „Lig. interbranchiale laterale“ zur Spitze des Keratobanchiale II hinüberzieht.

Caudal und parallel zum Branchiale I liegt das zweiteilige knöcherne Branchiale II, dessen rostralen Teil ich als Hypobanchiale II und dessen caudales Glied ich als Keratobanchiale II bezeichne. Beide sind durch eine breite, knorpelige, keilförmige Symphyse miteinander verbunden. Das rostro-mediale Ende des Hypobanchiale II trifft sich mit dem des Branchiale I an der Copola des Hyoids. Da das Keratobanchiale II etwas stärker nach lateral und dorsal abgewinkelt ist als das Hypobanchiale II, bilden beide miteinander einen nach lateral offenen Winkel. Die caudale Spitze des Branchiale I und des Keratobanchiale II sind einander so stark genähert, daß sie sich fast berühren. Beide Knochen des Branchiale II besitzen die Form eines Röhrenknochens, dessen Epiphysen knorpelig sind. Die Diaphyse des Hypobanchiale II ist rund und besitzt auf ihrer Dorsalseite einen feinen Grat, von dem sich ein Band, „Lig. hypobanchio-pharyngeale“, zur ventralen Pharynxwand ausspannt. Während die Diaphyse ihren dorso-ventralen Durchmesser rostral vergrößert, erfährt der medio-laterale Durchmesser am caudalen Ende bei gleichzeitiger dorso-ventraler Abplattung eine keulenartige Verbreiterung.

Das Keratobanchiale II besitzt eine spiegelbildliche Form zum Hypobanchiale II. Symphysenwärts ist es dorso-ventral abgeplattet, die caudale Spitze zeigt eine mäßige, kolbenartige Auftreibung, dem eine runde Knorpelkuppe aufsitzt. Eine feste Bandmasse, „Lig. keratobanchio-pharyngeale“, zieht von der Diaphyse nach dorsal zum Schlund und bildet die caudo-mediale Wand der flachen, langgestreckten „Fossa interbranchialis lateralis“, welche sich zwischen beiden Kiemenbögen, lateral vom Lig. interbranchiale mediale und medial vom Lig. interbranchiale laterale erstreckt und von der Muskelmasse des Hyoglossus ausgefüllt ist. Die „Fossa interbranchialis medialis“ hat eine dreieckige Form. Medial wird sie durch das Lig. hypobanchiopharyngeale und das Hypobanchiale II, rostro-lateral vom Lig. branchiopharyngeale und dem Branchiale I und lateral vom Lig. interbranchiale mediale begrenzt. Die Decke der Grube wird von der ventralen Pharynxwand gebildet. Ausgefüllt wird diese Vertiefung durch die Muskelfasern des Rectus cervicis

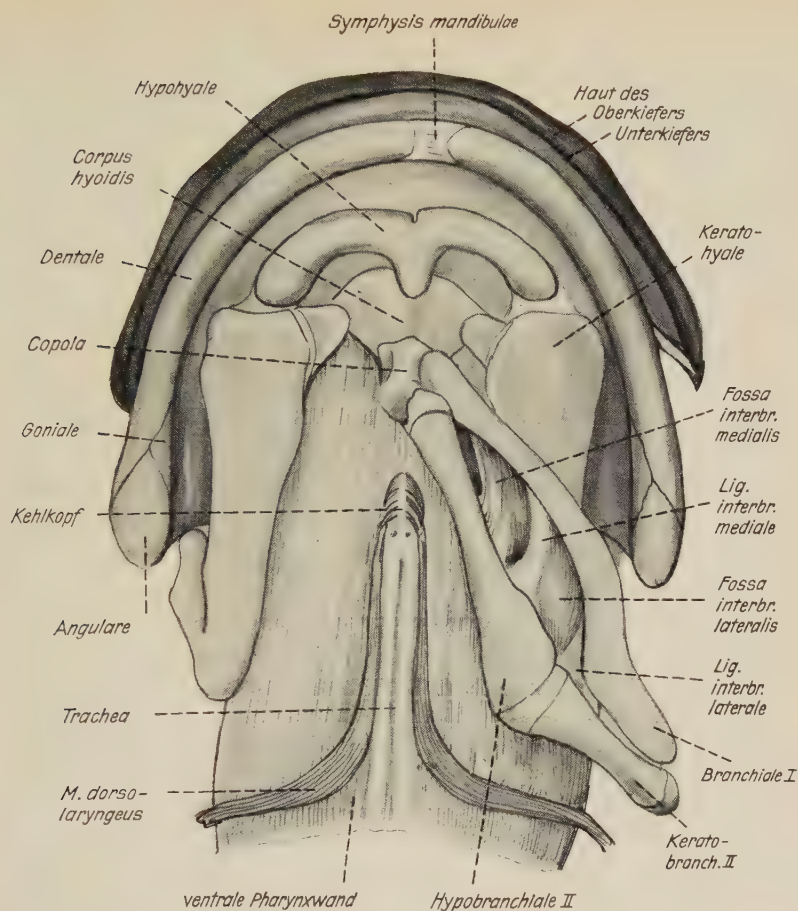


Abb. 10. 6. Schicht: Das gleiche Präparat wie Abb. 1. Nach Entfernen der Mundboden- und Halsmuskeln ist das Hyobranchialskelet freigelegt. Rechts sind beide Branchialbögen weggenommen, so daß man das Keratohyale ganz übersieht. Darunter die ventrale Pharynxwand.

profundus und durch die Glandula thyreoidea, welche der rostrolateralen Wand anliegt.

Das Hyalskelet

Im Rostralabschnitt des Mundbodens befindet sich das parallel zum Innenrand des Mandibularbodens verlaufende herzförmige, knorpelige Hypohyale. Die mediale, nach caudal gerichtete Spitze wird vom Knorpelblatt des Corpus hyoidis dorsal bedeckt, die schwingenartigen „Extremitates“ articulieren syndesmotisch mit den sich caudal anschließenden Keratohyalia. Sie liegen dicht unter

der Mundhaut in der Bindegewebsschicht, welche den M. geniohyoideus, wie bereits erwähnt, im Rostralabschnitt bedeckt. Über die lateralen Ränder des Knorpels wulstet sich das Zungenfleisch nach ventral vor, welches bei der Präparation des Mundbodens entlang der Mandibel im Sulcus submandibularis in Erscheinung tritt.

An das distale Ende der Extremitas keratohyalis des Hypohyale schließt sich der platte, längliche, in sich gebogene Knorpel des Keratohyale an. Parallel zum Unterkiefer verlaufend, biegt er caudal vom Angulare stark nach dorsal ab und, indem er gleichzeitig eine Drehung um die eigene Achse macht, sind seine am Mundboden ventro-dorsal gerichteten Breitflächen im aufsteigenden Ast nach lateral und medial gekehrt. Er liegt den beiden Branchialbögen dorsal auf und hat annähernd die gleiche Form wie diese. Dorsal ist er in der starken Mundhaut befestigt. Sein abgeplattetes rostrales Ende trägt an der medialen Ecke ein kleines, dreieckiges, bewegliches, nach medio-rostral gerichtetes Knorpelstückchen. Das unmittelbar caudal vom Quadratum gelegene Ende ist durch die sehr derbe, feste Fascia praevertebralis (Schumacher, 1956) mit der Basis des Hinterhauptes verbunden, in welcher sich besondere Verstärkungszüge zum Pterygoid und Parasphenoid erkennen lassen.

Das Corpus hyoidis liegt am weitesten dorsal und ist von einer derben Bindegewebsmasse fest eingemauert. Es ist eine annähernd dreieckige Knorpelplatte, deren caudales Ende die nach ventral gerichtete massive Copula bildet. Am Rostralrand besitzt sie eine Incisur, die bei ventraler Ansicht vom caudalen Zapfen des Hypohyale verdeckt wird. Die Ventralseite läßt einen feinen, in der Medianlinie verlaufenden Knorpelgrat erkennen, der an der Copula endet. Rostral überlagert es die caudale Spitze des Hypohyale und lateral die rostromedialen accessorischen Knorpelstückchen des Keratohyale.

Die Copula besitzt an ihren Lateralseiten 4 paarige Articulationsflächen. Zwei rostrale bilden jederseits eine grubchenförmige Vertiefung, wodurch die Copula rostral schmaler wird als caudal. Hier legen sich die rostromedialen Enden des Branchiale I ein. Beide sind durch einen feinen, an der Oberfläche bindegewebig überbrückten Spalt voneinander getrennt. Die beiden Facies articulares caudales nehmen das Hypobranchiale II auf. Sie bilden auf jeder Seite eine paarige, ventro-caudale, konvex geformte Fläche, in welche sich die epiphysären Knorpel einpassen. Auch hier wird die gelenkige Ver-

bindung durch Bindegewebe fixiert. Wie oben angeführt, bedeckt die Sehne des *M. rectus cervicis* prof. die Articulationsspalten, wodurch eine besondere Fixierung der Branchialbögen an der Copola erzielt wird. Die auf der Ventralfläche des *Corpus hyoidis* befindliche dicke, filzige Bindegewebsschicht wird vom Hypohyale, beiden Keratohyalia, den rostralen Epiphysen des Branchiale I und der Copula eingeringt. Somit keilt diese zentrale Anhäufung von Bindegewebe das *Corpus hyoidis* fest ein und hat Anteil an der elastischen Festigkeit des Hyobranchialskelets.

Zusammenfassung

Als Grundlage einer funktionellen Analyse wird die Muskulatur des Mundbodens unter besonderer Berücksichtigung der Fascien, und das Hyobranchialskelet mit seinen Bändern in einer Schichtenpräparation bei *Cryptobranchus japonicus* dargestellt. Die von ventral nach dorsal durchgeführte Präparation gibt die folgende Übersicht:

1. Schicht: Eine dünne subcutane Bindegewebslage stellt die Verbindung zwischen äußerer Haut und den oberflächlichen *Mm. intermand. ant., post. und constrictor colli* her. Letztere bilden eine dünne Platte, das *Diaphragma oris*, deren Fasern den Mundboden und den vorderen Halsabschnitt transversal verspannen.

2. Schicht: Sie ist durch die *Fascia colli media* charakterisiert, die sich vom Mandibularbogen bis zum Schultergürtel erstreckt. Ihr vorderer Anteil wird hier als *Pars intermandibularis* beschrieben und stellt die Ausgangsbasis für die dorsal von ihr verlaufenden Fascien-schläuche dar.

3. Schicht: Zeigt den *M. submentalis* und das oberflächliche Rectusssystem des Mundbodens, den *M. geniohyoideus* und den *M. rectus cervicis superficialis*.

4. Schicht: Durch eine tiefe, rostral besonders verstärkte *Fascia intermandibularis profunda* wird das Insertionsstück des *M. rectus cervicis profundus* und des *M. hyoglossus* sowie der Bindegewebsapparat um das *Corpus hyoidis* nach ventral begrenzt.

5. Schicht: Nach Entfernen des Herzbeutels und den aus ihm hervortretenden Arterienbögen übersieht man die branchiale Muskulatur und das Hyobranchialskelet mit seinen Bändern. Besonders dargestellt und bezeichnet wurden die *Ligg. branchiokeratohyale, interbranchiale mediale, -laterale, branchiopharyngeale, hypobran-*

chio-pharyngeale und kerato-branchio-pharyngeale. Das caudale Ende des Keratohyale ist in der Fascia praevertebralis verankert.

Die hier gebrauchte Nomenklatur wurde aus der sich ergebenden Funktion, den Ursprüngen und Ansätzen oder aus den Lagebeziehungen abgeleitet.

Schrifttum

Aoyama, F.: Die Entwicklungsgeschichte des Kopfskelettes des *Cryptobranchus japonicus*. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 93, S. 107—181, Berlin 1930. — Boas, J. E. V.: Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. 7, S. 488—572, Leipzig 1882. — Drüner, L.: Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen. I. Teil Zool. Jahrb., Bd. XV, S. 435—622, Jena 1902. — Drüner, L.: Über die Muskulatur des Visceralskeletts der Urodelen. Anat. Anz. Bd. 23, S. 545—571, Jena 1903. — Drüner, L.: Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskulatur der Urodelen. II. Teil Zool. Jahrb., Abtl. f. Anatomie und Ontogenie der Tiere, Bd. 19, S. 361—675, Jena 1904. — Edgeworth, F. H.: The Cranial Muscles of Vertebrates. Cambridge 1935. — Fischer, G. H.: Anatomische Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1864. — Fukuda, Y.: Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Hyobranchialskelettes von *Megalobatrachus japonicus*. Fol. Anat. Jap., H. 4, Tokio 1928. — Göppert, E.: Die Kehlkopfmuskulatur der Amphibien. I. Teil Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. 22, S. 1—78, Leipzig 1895. — Göppert, E.: Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. 26, S. 282—329, Leipzig 1898. — Hacker, G. und Schumacher, G.-H.: Die Muskeln und Faszien des Mundbodens bei *Testudo graeca*. Anat. Anz. Bd. 101, Heft 20/24, S. 294—305, Jena 1955. — Hoffmann, D. K.: Bronn's Klassen und Ordnungen der Thierreichs. Bd. 6, Wirbeltiere, Abt. II. Leipzig und Heidelberg 1873—1878. — Humphry, T. H.: The Muscles and Nerves of the *Cryptobranchus Japonicus*. The Journal of Anat. and Physiol. Vol. VI, S. 1—61. Cambridge and London 1872. — Hyrtl, J.: *Cryptobranchus Japonicus*. Vindobonae 1865. — Luther, A.: Über die vom N. trigeminus versorgte Muskulatur d. Amphibien. Acta Soc. Sci. Fennicae. Tom. XLIV No. 7 Helsingfors 1914. — Marinelli, W.: Kraniaum und Visceralskelet. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 4, S. 207—231, Berlin und Wien 1936. — Meckel, J. F.: Über das Zungenbein der Amphibien. Deutsches Arch. f. d. Physiol. Bd. 4, S. 223—243, Halle 1818. — Osawa, G.: Beiträge zur Anatomie des japanischen Riesensalamanders. Mittheilungen aus der Medizinischen Fakultät der Kaiserl.-Japanischen Universität, Bd. V, No. IV, S. 221—427. Tokio 1902. — Ruge, G.: Über das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbelthieren. Festschr. zum 70. Geburtstag v. Carl Gegenbaur. 3. Bd., S. 193—348, Leipzig 1897. — Schmidt, F. J. J., Goddard, Q. J., en J. van der Hoeven: Aanteekeningen over de Anatomie van den *Cryptobranchus Japonicus*. Natürkundige Verhandelingen van de Hollandse Maatschappij der Wetenschappen, Negentiende Deel, Eerste Stuck Har-

lem 1862. — Schumacher, G. H.: Anatomische Studien an der Schulter- und Halsregion des japanischen Riesensalamanders. *Wiss. Zeitschr. d. Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald. Festjahrgang zur 500-Jahr-Feier. Math.-naturwiss. Reihe Nr. 7* — Jahrg. V, S. 735—782, 1955/56. — Schumacher, G. H.: Ein Beitrag zur Kaumuskulatur der Amphibien. *Anat. Anz.* im Druck. — Stadtmüller, F.: *Kranium und Visceralskelett der Stegocephalen und Amphibien. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.* Bd. 4, S. 501—687, Berlin und Wien 1936. — Wiedersheim, R.: *Das Kopfskelett der Urodelen.* *Morph. Jahrb.*, Bd. 3, S. 352—548, Leipzig 1877.

Dr. Gert Horst Schumacher
Greifswald
Wiesenstraße 44

Über mikrokephale Schädel¹

Von

D. Kadanoff, P. Boev und M. Balan

Mit 3 Abbildungen und 3 Tabellen

(Eingegangen am 10. Oktober 1957)

Die Mehrzahl der Autoren, die sich mit der Mikrokephalie beschäftigt haben, finden am Bau des mikrokephalen Schädels pithekoide Merkmale und heben manche von ihnen als den wichtigsten morphologischen Ausdruck der Mikrokephalie hervor. Wir haben uns die Aufgabe gestellt, die an drei mikrokephalen Schädeln erhobenen wichtigen Befunde in Beziehung zum normalen Schädelbau zu betrachten und als Hinweise für eine Aufklärung der Entstehung der Mikrokephalie auszuwerten.

I. Beschreibung der Schädel

Der erste mikrokephale Schädel (σ_1) gehört einem männlichen Individuum mittleren Alters (Adultus) an (s. Abb. 1). Der Gehirnteil des Schädels ist im Vergleich zum Gesichtsteil klein. Die Stirn ist stark nach hinten geneigt, ohne Stirnhöcker. Supraorbital- und Orbitalbogen sind stark ausgebildet, die Glabella ist stark vorgewölbt. Tori supraorbitales sind ebenfalls gut entwickelt. Impressio parietalis ist vorhanden. Schwach ausgebildet ist die Eminentia bregmatica. Vom Vertex bis zum Opisthion ist die Schädelkrümmung normal. Die Protuberantia occipitalis externa springt sehr stark vor (5 nach Broca). Von da ab ist ein Torus occipitalis wie beim Neandertaler vorhanden. Hier ist ebenfalls die starke Abknickung des oberen Teiles der Hinterhauptschuppe gegen den unteren auffallend. Fossa supratractorialis ist gut ausgebildet. Processus mastoideus

¹ Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

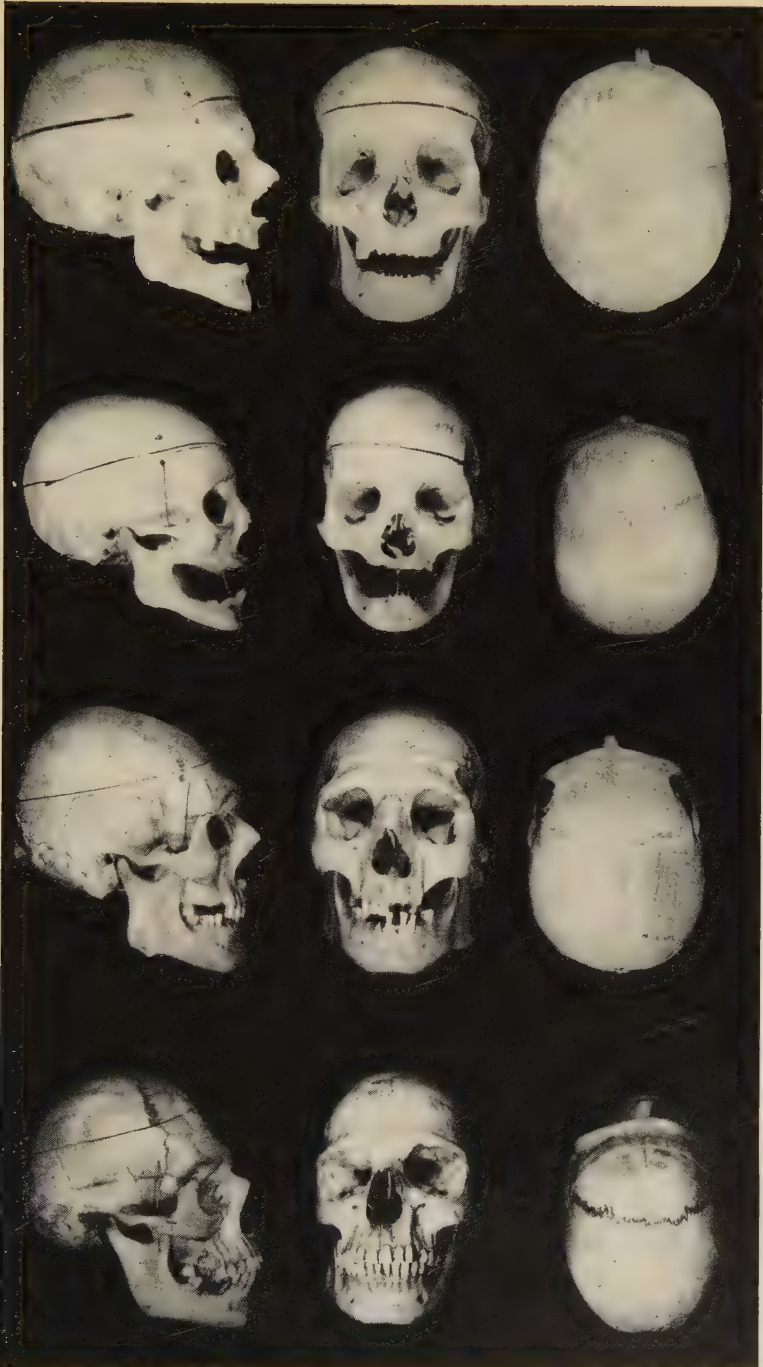


Abb. 1. Erste Reihe von oben: normaler Schädel; zweite Reihe: weiblicher mikrokephaler Schädel; dritte Reihe: erster männlicher mikrokephaler Schädel; vierte Reihe: zweiter männlicher mikrokephaler Schädel.

ist nach vorn gerichtet mit stark ausgeprägtem Relief. Ein stark ausgebildeter Processus paramastoideus ist festzustellen (10 mm).

Bei Ansicht der inneren Schädelbasisfläche heben sich folgende Merkmale hervor: Der Clivus ist steiler als normal (Welckerscher Winkel 120° , Clivuswinkel 40°). Die hintere Schädelgrube ist im Vergleich mit der mittleren sehr tief. Deswegen liegt auch die Protuberantia occipitalis interna höher. Die Hinterhauptschuppe ist steiler als normal. Der Türkensattel ist in sagittaler Richtung verkürzt. Die Foramina rotunda sind durch die Processus alae parvae fast verdeckt.

Bei auffallender Kleinheit des Gehirnschädels (850 cm^3) ist der Gesichtsschädel normal groß. Abgesehen vom primitiven Bau der Stirn sieht man keine anderen Abweichungen. Das Gesicht ist niedrig, breit, mit vorspringenden Backenknochen. Der Unterkiefer ist breit, mit niedrigen Ästen, bei gut ausgeprägten Winkeln und stark vorspringenden Tuberositates massetericae. Der Schädel ist brachykran, hypsikran, metriokran und stenometop. Die Dicke der Schädelknochen in der Gegend des Metopion ist 7,5 mm, beim Lambda 9,5 mm, beim Euryon 6 mm, beim Asterion 5,5 mm. Alle Muskelkämme und -fortsätze des Schädels sind stark ausgebildet, was für eine sehr kräftige Muskulatur spricht (s. Abb. 1 und Tab. 1).

Der zweite mikrokephale Schädel (♀) stammt von einem weiblichen Individuum fortgeschrittenen Alters (Senilis). Er hat ein vollkommen normales Aussehen, doch sind alle seine Maße viel kleiner als normal (Kapazität 800 cm^3). Die Stirn ist von mittlerer Neigung mit schwach ausgeprägtem Relief. Die Hinterhauptlochebene ist nach vorne gerichtet. Die innere Fläche der Schädelbasis ist vollkommen normal, nur der Türkensattel ist etwas tiefer. Die Dicke der Schädelknochen ist am Metopion 4,5 mm, am Lambda 8 mm, am Euryon 5 mm, am Asterion 5,5 mm. Der Schädel ist brachykran, orthokran, metriokran und eurymetop (s. Abb. 1 und Tab. 1).

Der dritte mikrokephale Schädel (♂₂) gehört einem jungen Individuum aus dem Landbezirk von Silistra, gestorben im Alter von 23 Jahren, an. Er war ein vollständiger Idiot, der weder sprechen noch aufrecht gehen und nur kriechen und unartikulierte Laute ausstoßen konnte. Er hat wie eine Strichnatter gepfiffen, und man habe ihn den „Strichnatter“ genannt. Seine Eltern sind Landwirte und leben ganz gesund und normal — der Vater ist 62, die Mutter 60 Jahre alt. Er hatte zwei Brüder und eine Schwester. Die Familien-

anamnese ist ohne besondere Eigentümlichkeiten. Wir konnten diesen mikrophalen Idioten nicht lebend sehen, und deshalb konnte eine klinische Untersuchung nicht durchgeführt werden, um den neurologischen Status aufzunehmen.

Der Gehirnschädel hat sehr kleine Maße und ist einem kindlichen ähnlich (Kapazität 670 cm³). Die Gesichtsschädelmaße sind verhältnismäßig normal (s. Abb. 1 und Tab. 1). Die Sagittalnaht wie auch die Sutura squamalis und Sutura occipitomastoidea des Schläfenbeines sind vollständig obliteriert. Die Obliteration hat erst bei den unteren Teilen der Lambdanaht halt gemacht. Synchondrosis sphenoccipitalis ist ganz verschwunden. Die Stirn ist stark zurückgeneigt, klein, ohne Tubera frontalia. Arcus superciliares und die Glabella treten stark hervor, ohne Ausbildung von Tori supra-orbitales. Die Scheitelbeine und die Hinterhauptschuppe sind verhältnismäßig klein. Die Muskelkämme des Schädels sind mittelmäßig ausgebildet, aber Tuberositates massetericae sind stark entwickelt, ein Merkmal für einen starken M. masseter. Die Parietalöffnungen sind genügend weit, aber die Foramina mastoidea sind kaum merkbar. Die innere Fläche des Schädels zeigt folgende Merkmale: Die Furchen für die Schlagadern der Dura mater sind gut ausgebildet, die Foveolae granulares dagegen nur schwach angedeutet. Der Clivus ist steiler als normal (der Welckersche Winkel beträgt 128°). Die hintere Schädelgrube liegt tiefer als normal, infolgedessen befindet sich die Protuberantia occipitalis int. verhältnismäßig höher. Die Hinterhauptschuppe ist nicht nur steiler als normal, sondern ist auch etwas nach vorn geneigt. Der Türkensattel ist in sagittaler Richtung verkürzt.

Der Gehirnschädel ist sehr klein, der Gesichtsschädel dagegen, wenn auch von verhältnismäßig kleinen Dimensionen, bleibt in den Grenzen des Normalen. Es ist eine starke Alveolarprognathie festzustellen, der Gesichtswinkel ist 69° (hyperprognath). Die Dicke der Schädelknochen beträgt beim Metopion 2 mm, beim Lambda 6 mm, beim Euryon 2 mm und beim Asterion 3,5 mm. Der Schädel ist dolichokran, eurymetop, orthokran und acrokran, mesoprosop und mesen (s. Abb. 1 und Tab. 1).

II. Besprechung der Befunde

Manche Autoren, wie z. B. Kappers (1942), legen der Neigung des Hinterhauptloches große Bedeutung bei. Bei den Affen ist das

Tabelle I

Nr. nach Martin		♂ ₁	♀	♂ ₂
1	Größte Hirnschädellänge	159	155	148
1a	Größte Hirnschädellänge vom Ophryon	154	153	142,5
5	Schädelbasislänge	99	93	94,6
8	Größte Hirnschädelbreite	131,5	125	109,5
9	Kleinste Stirnbreite	81	90	86
10	Größte Stirnbreite	107	104	93
17	Basion-Bregma-Höhe	121	115	110
20	Ohr-Bregma-Höhe	124	120	96
22	Kalottenhöhe	92	88	76
22a	Kalottenhöhe	88	85	71
23	Horizontalumfang des Schädels über die Glabella	476	455	443
23a	Horizontalumfang des Schädels über das Ophryon	456	452	422
24	Transversalbogen	281	277	254
25	Mediansagittalbogen	323	308	285
26	Mediansagittaler Frontalbogen	108	105	105
27	Mediansagittaler Parietalbogen	115	109	108
28	Mediansagittaler Occipitalbogen	100	94	72
29	Mediansagittale Frontalsehne	101	98	93,5
—	Höhe der Frontalsehne	16	20	16,5
30	Mediansagittale Parietalsehne	98	110	103
—	Höhe der Parietalsehne	26	20	20
31	Mediansagittale Occipitalsehne	77	90	66
—	Höhe der Occipitalsehne	22	15	16,5
32	Stirnprofilwinkel	62°	83°	62°
35	Clivuswinkel	65°	55°	64°
36	Sphenoidalwinkel (Welcker)	120°	121°	128°
36a	Sphenoidal-Clivus-Winkel (Landzert) ..	110°	114°	118°
36 (3)	Hinterer Sattelwinkel (Török)	—	123°	121°
72	Ganzprofilwinkel	88°	90 ± 1°	69°
77	Querprofilwinkel des Obergesichts	139	132,5	123
—	Horizontaler zygo-maxillärer Winkel von Abinder	124	129	114,5
38	Schädelkapazität	850	800	670
40	Gesichtslänge	93	—	104
45	Jochbogenbreite	130	120	118
47	Gesichtshöhe	119	85 ± 2	103
48	Obergesichtshöhe	70	—	60
8:1	Längen-Breiten-Index des Schädels	84,8	80,6	73,3
9:8	Transversaler Frontoparietal-Index	61,6	72	78,4
17:1	Längen-Höhen-Index des Schädels	76,1	74,2	74,3
17:8	Breiten-Höhen-Index	92	92	100,5
47:45	Gesichts-Index	91,5	71	87,3
48:45	Obergesichts-Index	53,8	42 ± 1	50,8

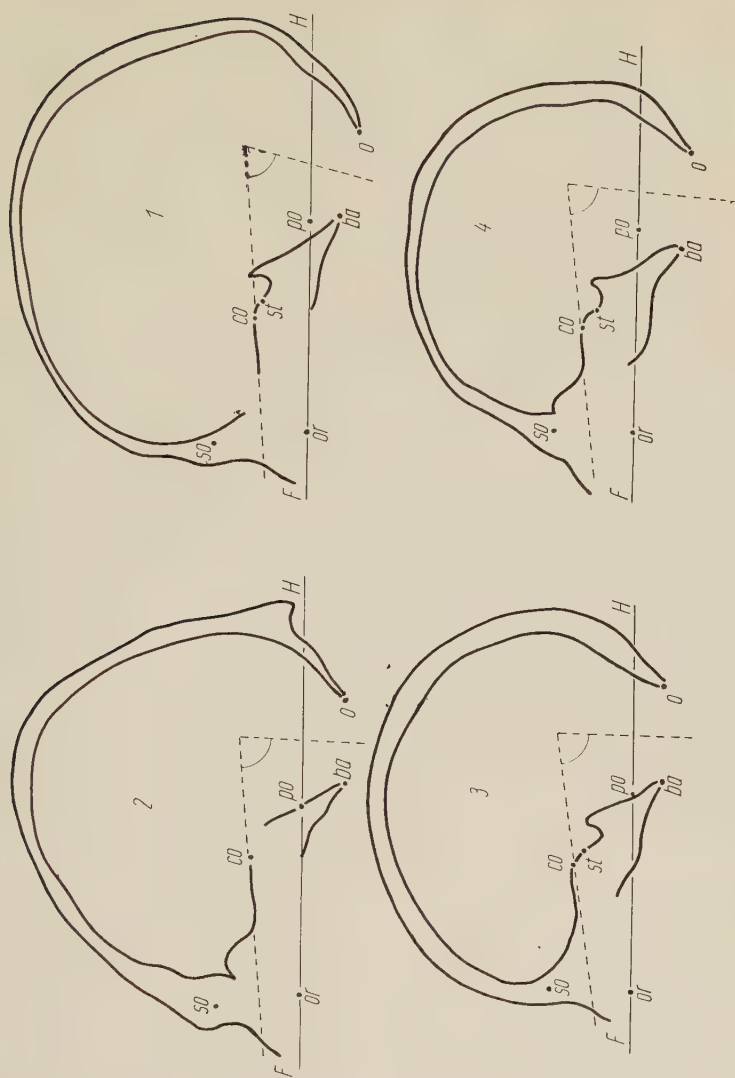


Abb. 2. Endokraniogramme eines normalen Schädels (1) und der drei mikrokephalen Schädels (2: erster männlicher Schädel; 3: weiblicher Schädel, und 4: zweiter männlicher Schädel). FH; Frankfurter Horizontale; so: supraorbitale; or: orbitale; po: porion; ba: basion; o: opisthion; co: canalis opticus.

Punktiert: der Winkel zwischen der Sagittalprojektion der Orbitalachse und der senkrechten Linie von der Mitte der Ebene des foramen occipitale magnum.

Hinterhauptloch nach hinten unten gerichtet. Um diese Neigung zu bestimmen, wird eine senkrechte Linie zu seiner Ebene gezogen. Der von der Verlängerung dieser Senkrechten und der sagittalen Projektion der Orbitalaxe begrenzte Winkel ist beim rezenten Menschen kleiner als 90° , beim *Homo fossilis*, den Anthropoiden und beim menschlichen Foetus dagegen größer als 90° . Bei unserem weiblichen Schädel beträgt der Winkel 82° , beim ersten männlichen Schädel 81° und beim zweiten männlichen 76° (s. Abb. 2). Dies bedeutet, daß die Hinterhauptlochneigung bei den 3 Schädeln von menschlichem Typus ist.

Beim rezenten Menschen schneidet die Opisthion-Basion-Linie bei ihrer Verlängerung die Frankfurter Horizontale vor dem Schädel, beim Gorilla befindet sich der Schnittpunkt hinter dem Schädel. Bei unserem ersten männlichen Schädel schneiden sich beide Linien vorne, beim weiblichen Schädel verlaufen sie nahezu parallel.

Nach Kappers schneidet die Verlängerung der sagittalen Orbitalaxenprojektion die Frankfurter Horizontale vor dem Schädel, d. h., beide Linien begrenzen einen negativen Winkel. Seltener sind sie parallel, und noch seltener bilden sie einen schwach positiven Winkel. Bei den erwachsenen Anthropoiden ist der Winkel infolge der Stellung der Augenhöhlen, die höher als beim Menschen liegen, stark positiv. Bei unseren drei mikrokephalen Schädeln ist der Winkel negativ. Beim ersten männlichen Schädel beträgt er 4° , beim weiblichen $7,5^\circ$ und beim zweiten männlichen 7° . Auch nach diesem Merkmal gehören unsere drei Schädel dem menschlichen Typus an.

Beim Menschen ist mit der Erlangung des aufrechten Ganges eine Verlagerung des Hinterhauptloches nach vorn verbunden. Das ist aus dem Verhältnis (Index) der Maße Nasion—Basion und Glabella—Opisthokranion ersichtlich. Wir haben bei 40 normalgroßen Schädeln für den Index einen Mittelwert von 57,3 gefunden. Beim ersten männlichen mikrokephalen Schädel ist dieser Index 62,3, beim zweiten männlichen 63,9, beim weiblichen 60. Der Index ist also schwach vergrößert, aber immer noch in den Grenzen der Normen für den rezenten Menschen.

Die Neigung des Hinterhauptloches ist von der Länge des Clivus und von der Schädelbasiskrümmung (Knickung) abhängig. Bei den Anthropoiden ist die Schädelbasis flach und lang. Bei unseren mikrokephalen Schädeln ist die Krümmung vollkommen menschlich. Ebenso verhält sich die Stellung des Clivus gegenüber der Frank-

furter Horizontale. Bei unseren Fällen ist, wie aus den Messungsergebnissen ersichtlich, die Neigung des Clivus ebenfalls menschlich. Der Sphenoidalwinkel nach Welcker (Nr. 36) ist beim ersten männlichen Schädel 120° , beim weiblichen — 121° , beim zweiten männlichen 128° . Kadanoff (1939) fand bei 141 Schädeln mit über 1200 cm³ Kapazität $134,8^\circ$ als Mittelwert des Winkels, bei einer Variationsbreite von 111° bis $151,5^\circ$. Obwohl bei unseren mikrokephalen Schädeln die Werte des Winkels noch innerhalb der Grenzen des Normalen liegen, sind sie doch Endvarianten, d. h., sie kommen seltener vor und zeigen im Gegensatz zu den Anthropoiden eine sehr hochgradige Krümmung der Schädelbasis an. Dieselbe Feststellung kann auch in bezug auf den Türkensattelwinkel von Török (Nr. 36/3) gemacht werden. Beim weiblichen Schädel ist er 123° und beim zweiten männlichen 121° . Für dasselbe Maß hat Kadanoff bei 110 normalgroßen Schädeln einen Mittelwert von $118,4^\circ$ bei einer Variationsbreite von $102,5^\circ$ bis $129,5^\circ$ gefunden.

Die Clivusneigung ist auch größer als der Mittelwert bei normalgroßen Schädeln. Nach Martin variiert der Clivuswinkel (Nr. 35) bei diesen zwischen 43° und 72° . Bei unserem ersten männlichen Schädel ist der Winkel 65° , beim weiblichen 55° , beim zweiten männlichen 64° . Man kann annehmen, daß unsere Schädel auch in dieser Beziehung innerhalb der Grenzen des Normalen beim Menschen liegen, obwohl die männlichen Schädel zu den Endvarianten gehören.

Das Verhältnis des frontalen zum occipitalen Teil des Keilbeinkörpers ist bei den mikrokephalen Schädeln nach Kappers und anderen Autoren verändert — der occipitale Teil ist verlängert. Ähnlich ist das Verhältnis auch bei unseren Schädeln. Besonders beim ersten unserer männlichen Schädel ist die vordere Keilbeinhälfte absolut verkürzt. Die Verlängerung des Clivus ist ihrerseits die Ursache für die Verlagerung des Basion nach hinten, wodurch die Lage des Hinterhauptloches ein pithecoides Aussehen bekommt. Die Verlängerung des Clivus ist für die Anthropoiden charakteristisch, doch ist bei ihnen, wie eben gesagt, das allgemeine Aussehen der Schädelbasis verschieden von dem des Menschen. Die mikrokephalen Schädel haben ihrerseits eine Schädelbasis von menschlichem Typus. Die Verlängerung des Clivus ist bei ihnen nur relativ, da seine Länge normal ist, während die mittleren und die vorderen Schädelgruben nicht bis zur normalen Größe entwickelt sind. Beim ersten männlichen Schädel ist die Länge des Clivus 44 mm, beim weiblichen 35 mm. Bei 60 normalgroßen männlichen und weiblichen Schädeln

fanden wir eine mittlere Clivuslänge bei den männlichen 42,4 mm und bei den weiblichen 37,3 mm, bei einer Variationsbreite von 36 bis 49 mm, respektive 33 bis 43 mm.

Da die Verlängerung des Clivus bei den Mikrokephalen relativ und nicht absolut ist, ist es ganz unrichtig, sie als ein propulsives Merkmal im Sinne von Bolk und Jelgersma zu deuten und noch viel weniger zur Aufklärung der Entstehung der Mikrokephalie heranzuziehen.

Der Hinterhauptschuppenteil der Schädelbasis (Abb. 3) ist bei unseren Schädeln steiler als normal, besonders beim ersten männlichen. Steile Hinterhauptschuppe ist auch von Hara (1925) und Kappers (1942) beschrieben worden. Die Folge davon ist ein höherer Ansatz des Tentorium cerebelli. Diese Tatsache ist dadurch zu erklären, daß die Entwicklung des Kleinhirns relativ normal ist, während die Parietallappen und hauptsächlich die Stirnlappen der Großhirnhemisphären nicht bis zur normalen Größe entwickelt werden. Die Maße des Gehirnschädels der Mikrokephalen zeigen, daß die Stirn- und Scheitelbeine in sagittaler Richtung absolut verkürzt sind, was durch den Vergleich mit den entsprechenden Maßen bei 60 von uns untersuchten normalgroßen Schädeln nachgewiesen wurde.

Die größte Abweichung der mikrokephalen Schädel von der Norm des rezenten Menschen bezieht sich also auf das Schädeldach, welches in seiner Entwicklung sehr zurückgeblieben ist. Dies ist besonders an der Stirn- und Scheitelregion des Schädeldaches zu beobachten

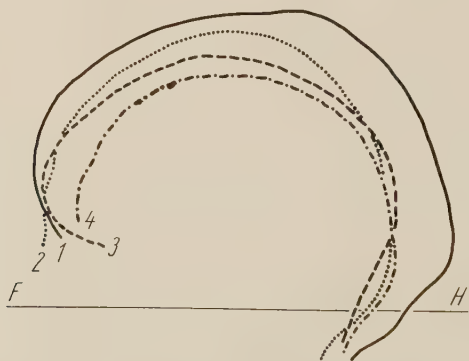


Abb. 3. Endokraniogramme der Calvaria eines normalen Schädels (1), des ersten männlichen mikrokephalen Schädels (2), des weiblichen mikrokephalen Schädels (3) und des zweiten männlichen mikrokephalen Schädels (4).

(s. Abb. 3). Die Längen der drei Bögen — frontaler, parietaler und occipitaler — sind bei den Mikrokephalen merklich kleiner als dieselben Bögen der von uns gemessenen 60 normalgroßen Schädel. Während der mediansagittale Bogen bei diesen Schädeln einen Mittelwert von 360 mm aufweist, ist er beim ersten männlichen mikrokephalen Schädel 323 mm, beim weiblichen 308 mm und beim zweiten männlichen 285 mm. Die Maße der Sehnen (Chorden) sind ebenfalls kleiner (s. Tab. 1).

Aus den Tabellen 1 und 3 ist auch zu ersehen, daß die mikrokephalen Schädel auch in bezug auf die Höhe kleiner sind als die normalgroßen. Während die Schädelhöhe (Nr. 17) bei 163 normalgroßen Schädeln einen Mittelwert von 133 mm hat, beträgt sie bei unserem ersten männlichen Schädel 121 mm und beim weiblichen 115 mm. Wir haben die Differenz zwischen dem normalen und dem mikrokephalen Schädel in dieser Hinsicht durch den Vergleich der Höhe unserer mikrokephalen Schädel mit der normalgroßen Schädel nachweisen können, deren Länge derjenigen der mikrokephalen gleich war. Außerhalb der Grenzen der Norm sind bei unseren Mikrokephalen auch die Schädelbreite (Nr. 8) und der Horizontalumfang (Nr. 23). Da alle diese Maße des Gehirnschädels absolut kleiner sind, zeigen die Indizes keine großen Abweichungen von den Normen beim rezenten Menschen (s. Tab. 2 und 3). Jedoch zeigt die Tabelle 2 anschaulich, daß die aus den Maßen der Bögen, Sehnen und der Stirn gewonnenen Indizes der mikrokephalen Schädel außerhalb der Werte für die entsprechenden Indizes der normalgroßen Schädel liegen. Die schwach entwickelte Stirn (Indizes Nr. 6 und 7) und die kleinen Maße der Sehnen und Bögen des Schädeldaches unserer mikrokephalen Schädel heben sich besonders gut hervor (s. Tab. 2).

III. Ursachen und Entstehung der Mikrokephalie

Giacomini teilt die Mikrokephalie in Mikrokephalia spuria, deren Aetiologie entzündliche Prozesse zugrunde liegen, und Mikrokephalia vera, die ohne vorausgegangene Erkrankungen infolge von Störungen in der Entwicklung des menschlichen Foetus auftritt. Die Mikrokephalia vera erscheint oft familiär. Es kommen auch Mischformen vor. Nach Fiore (1932) ist die Mikrokephalia vera öfters familiär und ist auf Degeneration des Gehirnes während der embryonalen Entwicklung zurückzuführen. Das Gehirn hört in einem gewissen Stadium auf, sich harmonisch zu entwickeln, und bleibt mit wenigen Windungen und spärlichen Furchen. Die körper-

Tabelle II

	Indizes	Grenzen der Norm bei den normalen Schädeln	Mikrokephale Schädel		
			♂ ₁	♀	♂ ₂
1	100 × Größte Hirnschädellänge (1) : Mediansagittalbogen (25)	47,7— 51,1	46,4	52,0	51,9
2	100 × Schädelbasislänge (5) : Mediansagittalbogen (25)	25,9— 28,8	30,7	31,2	33,2
3	100 × Mediansagittale Occipitalsehne (31) : Größte Hirnschädellänge (1)	51,5— 56,5	48,4	58,1	44,5
4	100 × Mediansagittale Parietalsehne (30) : Größte Hirnschädellänge (1)	59,5— 64,5	61,6	71,0	69,6
5	100 × Summe der drei Sehnen (Frontal-, Parietal- und Occipital- sehne) : Größte Hirnschädel- länge (1)	172,1—184,4	173,5	192,3	177
6	100 × Größte Hinterhauptsbreite (12) : Größte Stirnbreite (10)	88,8— 97,2	115,0	115,4	—
7	100 × Kleinste Stirnbreite (9) : Größte Hinterhauptsbreite (12)	85,8— 93,9	65,9	75,0	—
8	100 × Größte Hinterhauptsbreite (12) : Mediansagittale Parietal- sehne (30)	89,4—101,0	125,5	120,0	—
9	100 × Größte Hinterhauptsbreite (12) : Mediansagittale Occipital- sehne (31)	106,6—120,6	159,7	125,0	—

liche Entwicklung ist oft mangelhaft, jedoch ohne Störung der Motilität. Bei der Mikrokephalia spuria tritt eine Hemmung der Gehirnentwicklung infolge von foetaler Cerebropathie auf; das Gehirn bleibt klein, die psychischen Funktionen sind defekt, es kommt bisweilen zum Idiotismus. In schweren Fällen wird die Sprache nicht entwickelt. Es wurden auch Fälle von Spasmen, Paralysen, Chorea, Athetose u. a. beobachtet.

Virchow hat als Ursache für das Auftreten der Mikrokephalie eine verfrühte Synostose der Schädelnähte angenommen, ist aber selbst von dieser Annahme abgekommen. Viel häufiger bleiben aber die Schädelnähte wie normal bestehen, und sogar manchmal erfolgt ihr Verstreichen mit Verspätung. Es gibt aber Fälle mit Mikrokephalie (z. B. unser 3. Fall), bei denen eine frühe Synostose der Schädelnähte aufgetreten ist.

Es werden auch ganz verschiedene Ursachen für das Auftreten der Mikrokephalie angegeben: Störungen der Entwicklung des Foetus infolge von Lues oder Alkoholismus der Eltern (Laudin, 1900), infektiöse Erkrankungen oder psychische Traumen der Mutter während der Schwangerschaft, mechanische Einwirkungen durch Spasmen des Uterus, intrauteriner Druck (Manouvrier, 1896).

Jensen und Josef (1877—1880) erklären die Entstehung der Mikrokephalie mit subnormaler Ausbildung der Gehirnrinde als Folge von unterentwickelten Aa. carotides, die sie in ihren Fällen gefunden haben sollen. Diese Annahme ist unbegründet, weil ein solcher Befund in der Mehrzahl der Fälle fehlt. Außerdem haben die Autoren das Kaliber der Aa. vertebrales nicht mituntersucht. Wie bekannt, bei Kleinheit der Karotiden, können die Aa. vertebrales, falls sie genügend kompensatorisch vergrößert sind, das Gehirn genügend mit Blut versorgen.

Tabelle III

Nr. nach Martin	Indicies	Mittelwert bei den normalen Schädeln	Zahl der Schädel	Kappers' Fall	Unsere Fälle		
					♂ ₁	♀	♂ ₂
1	Größte Hirnschädel- länge	178,6	163	121	159	155	148
8	Größte Hirnschädel- breite	151	162	100	131,5	125	109,5
17	Basion-Bregma- Höhe	132,6	163	96	121	115	110
23	Horizontalumfang ..	513	70	354	476	455	433
8:1	Längen-Breiten- Index	80,3	162	82,6	84,8	80,6	73,3
17:1	Längen-Höhen- Index	74	163	79,3	76,1	74,2	74,3

Auf Grund der Berücksichtigung der äußeren Schädelform und der sich manchmal in affenähnlichem Benehmen ausdrückenden Idiotie der Mikrokephalen hält Vogt (1867) die Mikrokephalia als Atavismus. Diese Meinung wird durch die Form der Stirn bekräftigt, die wie bei unserem ersten männlichen Schädel und in der Mehrzahl der Fälle mit Mikrokephalie anthropoide Merkmale aufweist. Die

Annahme Vogts ist aber seit langem mit genügender Begründung abgelehnt, so daß es sich erübrigt, sich mit ihr zu befassen.

Sergi (1912) nimmt als Ursache das Einhalten der Gehirnentwicklung an. Löwenstein (1902) ist der Ansicht, daß die Mikrokephalie auf pathologische Prozesse während der embryonalen Entwicklung (Hypogenese des Gehirnes) zurückzuführen ist. Haller (1950) meint, daß die Mikrokephalie nach Erkrankung des Gehirnes in früherer Kindheit auftritt. Monakow (1929) gibt als Ursache pathologische Veränderungen des Gehirnes während der embryonalen Periode an. Er soll sekundäre atrophische Veränderungen in den Hemisphären und in den großen Kernen des Großhirnes gefunden haben. Fincher (1944) behauptet, daß die Ursache der Mikrokephalie im Aufhalten der Entwicklung des Gehirnes im früheren Kindesalter, am häufigsten infolge von Geburtstrauma, zu suchen ist. Lannelonge, Brushfield und Wiatt nehmen als Ursache ebenfalls Geburtstrauma an.

Einige Autoren teilen die bei der Sektion von Mikrokephalen gefundenen Veränderungen des Gehirnes mit. So beschreibt z. B. Fellmann 4 Fälle mit fettiger Degeneration. Harbitz (1913) hat schwach ausgebildete Windungen und Furchen der Großhirnhemisphären gefunden. Nactegaal (1929) berichtet über zu kurze Scheitel- und Stirnlappen und infolgedessen teilweise unbedeckte linke Insula. Jelgersma (1930) teilt über Hypogenitalismus bei der Mikrokephalie mit. Über Zurückbleiben der Entwicklung der Geschlechtsorgane berichtet auch Lange (1939). Leider haben sehr wenig Autoren Untersuchungen über den Körper und die Psyche bei den Mikrokephalen durchgeführt. Dubreuil-Schambardel (1925) teilt über verstärkte Sehnenreflexe bei Mikrokephalen mit.

Jelgersma (1930) und Bolk (1919) nehmen an, daß der menschliche Embryo aus unbekannten Ursachen wie bei den Anthropoiden eine propulsive Entwicklungstendenz zeigt, während beim normalen Menschen die Entwicklung langsamer fortschreitet. An dieser propulsiven Theorie kann vor allem aus morphologischen Gesichtspunkten eine Kritik geübt werden. Jelgersma nimmt als propulsive Merkmale die Neigung des Hinterhauptloches, die Verlängerung des Clivus (was, wie wir schon gesagt haben, eine relative und nicht eine absolute ist), sowie die Lage der Augenhöhlen. Die letzteren befinden sich beim Keimling neben den Nasenöffnungen und verlagern sich erst später seitlich und nach oben. Beim Menschen soll

diese Verlagerung in einer etwas späteren Periode der embryonalen Entwicklung als bei den Anthropoiden erfolgen, bei welchen die Augenhöhlen früher und schneller aufgerichtet werden. Die Messungen von A. Kappers sowie auch unsere Untersuchungen zeigen aber die Unhaltbarkeit der propulsiven Theorie, weil die Lage der Augenhöhlen bei den Mikrokephalen vollkommen menschlich ist. Dafür spricht die Größe des Winkels zwischen den beiden Augenhöhlenachsen. In unseren Fällen ist der Winkel beim ersten männlichen Schädel 40° , beim weiblichen 49° und beim zweiten männlichen 39° . Kappers hat bei seinem Mikrokephalen einen Winkel von 49° gefunden, während bei den 3 Leydener Schädeln der Winkel 52° , 59° und 62° betrug. Der Autor hat an 10 normalgroßen Schädeln für den Winkel einen Mittelwert von 45° bei einer Variationsbreite zwischen 42° und 50° festgestellt.

Die Prognathie, die bei den Mikrokephalen häufig beobachtet wird, wird von Bolk und Jelgersma als propulsives Merkmal gedeutet. Kappers erklärt die Prognathie mit der Tendenz des Gesichtsschädels, seine normale Größe zu behalten, während der Gehirnschädel am Wachstum gehindert ist. Daher kommt das unharmonische Verhältnis zwischen Gesichts- und Gehirnschädel zustande, welches auch bei unserem ersten männlichen Schädel besonders auffällig ist. Um die Annahme Kappers zu überprüfen, haben wir die Länge der Gesichtsschädelbasis (Maß Nr. 5) an 400 normalgroßen männlichen und weiblichen Schädeln gemessen und haben einen mittleren Wert von 98,5 mm bei einer Variationsbreite von 86 bis 111 mm festgestellt. Die Gesichtsschädelbasislänge unseres ersten männlichen Schädels beträgt 99 mm, die des weiblichen 93 mm und des zweiten männlichen 94,5 mm. In bezug auf dieses Maß befinden sich die drei Schädel auch innerhalb der Grenzen des Normalen. Kappers und Molisson nehmen an, daß die *Tori supraorbitales* infolge der Inkongruenz zwischen dem Gesichts- und Gehirnschädel sekundär auftreten. Wir glauben dagegen, daß dadurch die starke Entwicklung des unteren Teiles des Stirnbeins und das Auftreten der rückwärts fliehenden Stirn bei der Mehrzahl der mikrokephalen Schädel nicht erklärt werden kann. Im Gegensatz dazu können wir annehmen, daß das Entfalten und die Vergrößerung der Stirn- und Scheitellappen der Großhirnhemisphären als Begleiterscheinung der Entwicklung der höheren Nerventätigkeit beim Menschen in seiner langen Geschichte als Art zu einer Veränderung der Schädelform geführt hat. Das Schädeldgewölbe

wird höher, die Stirn steiler und ihre Wölbung höher. Außerdem wird die Stirn bei ihrer Aufrichtung grazilisiert, die Augenbrauenbögen werden abgeflacht. Durch das Verfolgen der Phylogenese des Menschen kann man feststellen, daß zwischen der Ausbildung der Stirnlappen der Großhirnhemisphären einerseits und der Aufrichtung der Stirn mit der Abflachung der Supraorbitalbogen andererseits eine positive Korrelation besteht. Dies ist auch durch den Vergleich der mediansagittalen Kraniogramme von Pithecanthropus, Neandertaler, Cro-Magnon und rezenten Menschen ohne weiteres zu erkennen. Mit der fortschreitenden Entwicklung der Sprache, d. h. des zweiten Signalsystems Pawlows, was aus den immer besser bearbeiteten Geräten der Hominiden ersichtlich ist, wird die Stirn steiler und graziler. Die Ergebnisse der Untersuchungen von Kononowa und Stankewitsch (1949) über die Ausbildung der unteren Scheitelgegend und des Stirnlappens der Großhirnhemisphäre sprechen zugunsten dieser Auffassung.

Die angeführten Tatsachen bestätigen indirekt die Theorien bezüglich des Auftretens der Mikrokephalie, welche als Ätiologie ein Aufhalten der Entwicklung des Gehirnes, insbesondere der Stirnlappen der Großhirnhemisphären, annehmen. Dies führt zu der eigentümlichen Schädelform bei den meisten Mikrokephalen: nach hinten geneigte Profilinie, stark entwickelte Augenbrauenbögen und manchmal Auftreten von Tori supraorbitales.

Die Ergebnisse unserer Untersuchungen über die mikrokephalen Schädel zeigen, daß die Werte der Maße des Schädeldaches (Bögen, Sehnen) am meisten von den normalen Werten derselben Maße beim rezenten Menschen abweichen. Viel kleiner sind die Differenzen bei den Maßen der Schädelbasis. Die Form der letzteren ist vollkommen menschlich (Krümmungswinkel, Neigungswinkel des Clivus und Länge des Clivus), und es ist kein Auftreten anthropoider Merkmale festzustellen. Die Werte für die Maße des Gesichtsschädels bei unseren drei mikrokephalen Schädeln befinden sich innerhalb der Grenzen der gewöhnlichen normalen Varianten beim rezenten Menschen. Diese Tatsachen sprechen zugunsten der Auffassung, daß der ungleiche Grad der Abweichungen der drei Teile des Schädels — Dach, Basis und Gesichtsteil — von dem Normalen der verschiedenen Einwirkung der wachsenden Gehirnanlage zuzuschreiben ist, da sie sich im Material von verschiedener Konsistenz entwickeln und einen verschiedenen Entwicklungsgang zeigen. Das schwache

Wachstum und die schwache Ausbildung der Großhirnhemisphären, insbesondere ihrer Stirn- und Scheitellappen, wirkt sich hauptsächlich auf die Form und die Größe des Schädeldaches aus, so daß bei den Mikrokephalen sich ein kurzes und schwächer gewölbtes Schädeldach mit stark geneigter Stirn ausbildet. Diese starke Einwirkung des Großhirns auf das Schädeldach wird höchstwahrscheinlich von der Anpassungsfähigkeit des Materials seiner Anlage — des Mesenchyms — bedingt, dessen Dichte und Widerstandsfähigkeit gering sind. Die Knochen der Schädelbasis werden dagegen von mehreren Verknöcherungskernen gebildet, die im knorpeligen Primordialcranium entstehen. Dieses Material ist von weit größerer Konsistenz als das Mesenchym der Schädeldachanlage. Außerdem liegen auf der wachsenden Schädelbasis diejenigen Teile des Gehirnes, die sich bei den Mikrokephalen ohne besondere Abweichungen vom Normalen entwickeln, nämlich die von der Großhirnrinde entfernten Teile — Mittel- und Kleinhirn, Brücke und verlängertes Mark. Deswegen ist die Einwirkung des Gehirnes auf die Formung der Schädelbasis gering, und die charakteristischen Merkmale der letzteren (Krümmung, Clivuswinkel u. a.) bleiben im wesentlichen normal und von menschlichem Typus. Die Knochen des Gesichtsschädels, z. B. die Kiefer, entwickeln sich im Mesenchym der Gesichtsfortsätze des Embryos und hängen in ihrer Entwicklung nicht direkt vom Wachstum des Gehirnes ab. Außerdem wachsen diese Teile stark erst nach der Geburt im Kindes- und Jünglingsalter, während das Wachstum des Gehirnes in diesem Alter verhältnismäßig langsamer fortschreitet. Deshalb weichen die Maße des Gesichtsteiles des Schädels nicht von den normalen Größen beim Menschen ab, was auch für unsere mikrokephalen Schädel zutrifft. Alle angeführten Angaben zeigen, daß der wichtigste Faktor für das Auftreten der Mikrokephalie in der ungenügenden Entwicklung der Großhirnhemisphären, besonders ihrer Stirn- und Scheitellappen, zu suchen ist, in welchen sich die zahlreichen Schaltneurone der Bögen der bedingten Reflexe, speziell dieser des zweiten Signalsystems (der artikulierenden Sprache) befinden.

Die morphologischen Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Schädels oder des Gehirnes allein, wie sie bis jetzt durchgeführt wurden, sind nicht imstande, die Frage nach den Ursachen für das Auftreten der Mikrokephalie vollständig aufzuklären. Zu diesem Zweck ist es unbedingt notwendig, ihre Ergebnisse mit systematischen Beobachtungen an lebenden Mikrokephalen in bezug

auf die Tätigkeit des Gesamtnervensystems und der Drüsen mit innerer Sekretion zu ergänzen. Diese kombinierten Untersuchungen — anatomische, pathologisch-anatomische und neurologische — können zur vollen Erfassung der Aetiologie der Mikrokephalie führen.

IV. Schlußfolgerungen

1. Die bei den meisten Mikrokephalen beobachteten charakteristischen äußeren Merkmale des Schädels — stark nach hinten geneigte Stirn, vorgerückte Nase und Glabella, oft vorkommende Prognathie — stellen keine Rasseneigentümlichkeiten dar, da sie bei Mikrokephalen aller Rassen vorkommen. Diese Merkmale verdanken ihre Entstehung der gestörten Korrelation zwischen der Entwicklung der Nasenbeine und des Stirnbeins, die bei den normalen Personen positiv ist. Die negative Korrelation zwischen dem Stirnbein und den Nasenbeinen bei den Mikrokephalen läßt sich so erklären, daß, während sich die Gesichtsknochen relativ normal entwickeln, der Gehirnschädel bei seiner Entwicklung zurückbleibt.

2. Die Sprachstörungen bei vielen mikrokephalen Idioten sind durch die defekte Ausbildung der Zentren des zweiten Signalsystems nach Pawlow, d. h. der Sprachzentren und ihrer Verbindungen in der Großhirnrinde, die in den Stirn- und Scheitellappen liegen, Gerade die Entwicklung dieses Systems in der Phylogenese des Menschen wird mit fortschreitender Aufrichtung der Stirn verbunden, die dadurch graziler wird. Das Zurückbleiben der Entwicklung der Stirn- und der Scheitellappen der Großhirnhemisphären bei den Mikrokephalen führt zur Form- und Größenveränderung des Gehirnschädels, besonders des Schädeldaches.

3. Als eine sehr wichtige Ursache für die Entstehung der Form des mikrokephalen Schädels ist die verschiedene Wirkung der wachsenden Gehirnanlage auf die Teile des sich entwickelnden Schädels — Dach, Basis und Gesichtsteil — anzunehmen, da diese Teile sich im embryonalen Material von verschiedener Konsistenz ausbilden. Die Wirkung auf das sich im embryonalen Bindegewebe — Mesenchym — entwickelnde Schädeldach ist am stärksten, da dieses Gewebe sehr nachgiebig ist. Schwächer ist sie auf die Schädelbasis und ganz unbedeutend auf die Gesichtsknochen. Deshalb sind die Abweichungen des mikrokephalen Schädels von der Norm beim rezenten Menschen hauptsächlich am Schädeldach festzustellen.

Zusammenfassung

Es werden die Ergebnisse der Untersuchung über drei mikrokephale Schädel — zwei männliche von 850 cm^3 und 670 cm^3 und einen weiblichen von 800 cm^3 Kapazität — mitgeteilt und besprochen. Die Verfasser stellen bei allen drei Schädeln nur geringe Abweichungen der Maße der Schädelbasis von diesen des normalen Schädels des rezenten Menschen fest. Dagegen sind die Unterschiede in bezug auf die Maße des Schädeldaches ganz erheblich. Die Werte der Merkmale des Gesichtsschädels bewegen sich bei den drei mikrokephalen Schädeln innerhalb der Grenzen der normalen Varianten des rezenten Menschen. Der verschiedene Grad der Abweichungen von der Norm der drei Teile des Schädels (Basis, Dach und Gesicht) bei den Mikrokephalen kann durch die unterschiedliche Wirkung erklärt werden, die die wachsende Gehirnanlage auf diese Teile ausübt. Die schwache Entwicklung der Stirn- und Scheitellappen der Großhirnhemisphären bei den Mikrokephalen ist die Ursache für das Zurückbleiben des Wachstums des Schädeldaches, das dadurch eine geringere Wölbung und häufig eine fliehende Stirn erhält. Die positive Korrelation zwischen Entwicklung der Stirnlappen und Stirnneigung läßt keinen Zweifel darüber aufkommen, daß die Entwicklung des zweiten Signalsystems (nach Pawlow), d. h. der Zentren der artikulierten Sprache, bei der Formung des Schädels eine große Rolle spielt. Bei den Mikrokephalen ist diese Korrelation gestört, und als Folge davon treten bei den meisten Mikrokephalen charakteristische äußere Merkmale des Schädels auf: eine rückwärts fliehende Stirn, stark vorgerückte Glabella und Nase, sehr oft eine Prognathie. Diese stellen keine Rasseneigentümlichkeiten dar, da sie bei Mikrokephalen aller Rassen angetroffen werden. Die Schädelbasis entwickelt sich bekanntlich aus mehreren Ossifikationskernen im knorpeligen Primordialcranium. Das Schädeldach dagegen entwickelt sich in einer Anlage aus Mesenchym, die viel nachgiebiger als die knorpelige Schädelbasisanlage ist. Die Schädelbasis erfährt auch darum keine wesentlichen Abweichungen von den Normen, da auf ihr sich gerade diese Teile des Gehirnes befinden, die sich bei den Mikrokephalen normal ausbilden, nämlich Mittelhirn, Brücke, Kleinhirn und verlängertes Mark. Der Gesichtsschädel hängt in seiner Entwicklung nicht direkt vom Wachstum des Gehirnes ab und erreicht daher Größenverhältnisse, die sich von den normalen nicht wesentlich unterscheiden. Infolgedessen kann als wichtigster Faktor für die Entstehung der Mikrokephalie

die unvollkommene Entwicklung des Großhirnes, insbesondere der Stirn- und Scheitellappen seiner Hemisphären betrachtet werden, in denen sich die zahlreichen Schaltneuronen der Bögen der bedingten Reflexe einschließlich der des zweiten Signalsystems befinden. Die Verfasser sind der Meinung, daß die Ätiologie der Mikrokephalie nur dann aufgeklärt werden könne, wenn neben den anatomischen und pathologisch-anatomischen Untersuchungen auch Untersuchungen lebender Mikrokephalen in bezug auf die Tätigkeit des Nervensystems und der innersekretorischen Drüsen durchgeführt werden.

Schrifttum

- Balan, M.: Anthropologitschni izsledwanija wrhu blgarski tscherepi. Jahrb. Univers. Sofia, Med. Fak., 1938 (bulg.). — Boev, P.: Slutschai ot protoewropejski tip. Gedächtnisband für M. Popoff, 1958 (bulg.). — Bunak, V. V.: Proishoschdenie retschi po dannim antropologii. Tr. Instit. Ethnogr. Moskau, t. XVI (1951) 235 (russ.). — Kadanoff, D.: Opredeljane na normata w anatomijata. Ber. d. Gesundheitshauptdirektion (1939) H. 184–188 (bulg.). — Kadanoff, D., Balan, M. u. Boev, P.: Wrhu mikrokefalni tscherepi. Izwestija na instituta po morfologija, t. II (1957) 243–262 (bulg.). — Roginskij, Y. Y.: Anthropologitscheskie woprossi w probleme proishoschdenija tscheloweka. Tr. Inst. Ethnogr. Moskau, t. XVI (1951) 198 (russ.). — Sarkisoff, Philimonoff i Preobraschenski: Zitoarchitektonika kori golownogo mosga tscheloweka. Moskau (1949) 263–400 (russ.). — Aeby, Chr.: Beiträge zur Kenntnis der Mikrokephalie. I. u. II. Arch. anat., 7 (1873) 4. — Ariäns Kappers, J.: Ein mikrokephaler Schädel. Beitr. z. pathol. Anat. u. allg. pathol., Jena, 107 (1942) H. 3. — Bolk, L.: Topographie der Orbita beim Menschen und Anthropoiden und Ihre Bedeutung für die Frage nach der Beziehung zwischen Menschen- und Affenschädel. Verh. kön. akad. Wiss. Amsterdam, No. 5 (1919). — Boule, M. et Vallois, H.: Les hommes fossiles. Paris (1952). — Costa Ferreira, A.: Contribuições para estudo de osteologia des mikrokephales. Arq. de anat. e anthr., VI (1920). — Dubreuil-Chambardel, L.: Les variations du corps humain. Paris, 64–68 (1925). — Fincher, E. E.: Microcephalus secondary to birth trauma. Journal of neurosurgery, VI, Nr. 4 (1944). — Frey, D.: Drei microcephalische Geschwister. Arch. anat., 25 (1898) 33–34. — Frey, D.: Beschreibung eines microcephalen Schädels. Arch. anat., 26 (1898). — Giese, E. A.: Ein Fall von Microcephalie. Arb. anthr. Ges. k. milit.-med. Akad., 4 (1899–1900). — Hagedoorn, A.: Schädelkapazität der Anthropomorphen. Anat. Anz., 60, Nr. 18 (1926). — Hallervorden, J.: Über diffuse symmetrische Kalkablagerungen bei einem Krankheitsbild mit Microcephalie und Meningoencephalitis. Arch. Psych.- und Nervenkrankh., 184–187 (1950) 579 bis 600. — Hara, B.: Über den Schädel eines Microcephalen. Fol. anat. Japon, 5 (1925). — Harbitz, Francis: Ein Fall von Microcephalie. Frankf. Zschr. f. Path., 13 (1913). — Houzé: Présentation d'un microcéphale. Bull. soc. d'anthr., Bruxelles, 1 (1903–1904). — Jelgersma: Über die Entstehung von

Mißbildungen, besonders bei der Microcephalie. Zschr. f. Neurol., **125** (1930). — Kadanoff, D.: Über die Beziehung zwischen der Schädelbasiskrümmung und dem Ganzprofilwinkel. Anat. Anz., **87** (1939). — Lange, W.: Genitalentwicklung und Körpergröße bei Schwachsinnigen. Endokrinologie, 1–3 (1928). Nach Referat in Anat. Ber., **17**, H. 1–3 (1939). — Laudin: Über Microcephalie. Inauguraldiss. Würzburg 1898. Nach Referat in Jahresber. üb. d. Fortschr. d. Anat. u. Entw., N. F. Bd. V (1900). — Löwenstein: Über die microcephalische Idiotie und die von Lannelongue vorgeschlagene chirurgische Behandlung derselben. Beitr. z. klin. Chir., **26** (1901). — Manouvrier: Observation d'un microcéphale vivant et de la cause probable de sa monstruosité. Bull. de la soc. d'anthr., t. 6., f. 8, 1895 et 1896. — Martin, R.: Lehrbuch der Anthropologie. Jena, 1928. — Monakow: Biologisches und morphogenetisches über die microcephalia vera. Schw. Arch. Neur. und Psych., **18**. Nach Referat in Anat. Ber., **16** (1929). — Naetegaal, C.: An interesting arrangement of fossura in the brain of a microcephalic idiot. P. N. ak. wet. Amsterdam, **32** (1929). Nach Referat in Anat. Ber., **29**, H. 1–3 (1934). — Ogura: Eine seltene Mißbildung. Jiosanno Schiore, 55, d. 10, 1900. Nach Referat in Jahresber. üb. d. Fortschr. d. Anat. u. Entw., N. F., Bd. VI (1901). — Sergi, S.: Note morfologiche sul cranio e sul cervello di un microceffalo. Ricerche gatte nell lab. di anat. norm. de R. univers. di Roma, vol., **17** (1912) 3–4. — Vogt: Über die Microcephalen oder Affenmenschen. 1867.

Prof. Dr. D. Kadanoff, Sofia, ul. Elin Pelin, 18

Dr. P. Boev, Sofia, ul. Poptomov, 27

Prof. Dr. M. Balan, Sofia, ul. Kliment, 4

Das Fußskelett des Menschen im Lichte der Verwringungslehre¹

Von

H. Gerbis

Mit 3 Abbildungen

(Eingegangen am 19. Oktober 1957)

Die von dem Orthopäden August Weinert (1888—1939) aufgestellte Verwringungslehre hat neue Erkenntnisse über Bau und Funktionen des menschlichen Fußskeletts gebracht und darüber hinaus zur Entdeckung des Naturgesetzes der Bewegungen und des Wachstums geführt. Dieses Gesetz besagt, daß die Bewegungen in der Natur von jenen der Technik und Mechanik grundsätzlich verschieden sind, denn diesen gehören fast ausschließlich die ein- oder zweidimensionalgerichteten Bewegungen an, während die natürlichen Bewegungen dreidimensionalgerichtet sind, d. h. in Raumkurven verlaufen, die in jedem Abschnitt wechselnd nach allen drei Dimensionen gerichtet sind. Für die Technik kann als charakteristisch das Rad gelten mit seiner zweidimensionalgerichteten Form und Bewegung. Jede *natürliche* Bewegung aber durchläuft gleichzeitig alle drei Richtungen des Raumes und erzielt bei deren gleichmäßiger Einwirkung auf einen Körper die Form der Kugel. Der dem menschlichen Geist entstammenden „Rad-Technik“ steht die natürliche „Kugel-Technik“ gegenüber. Nur dreidimensionalgerichtete Bewegungen sind physiologisch, wohl aber können wir durch besonderes Zusammenspiel von Muskeln auch ein- oder zweidimensionalgerichtete Bewegungen ausführen.

Wir reichen einander die Hand mit der Bewegung nach vorn unter Supination und Volarflexion. Wir gewinnen hierdurch einen festen Halt, wie er

¹ Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

durch Flachhandberührung oder (zweidimensionale) Fingerkrümmung um die entgegengestreckte Hand des Partners unmöglich wäre. Mit der gleichen Handbewegung ergreifen wir den Schreibstift, ein Buch. — Mit der gleichen Haltung beider Hände umgreift die Frau in einigem Abstand das auszuwringende Tuch und führt die begonnene Wringbewegung fort, gleichzeitig, aber in entgegengesetzter Richtung, so daß zwischen den wringenden Händen ein zylindrisches festes Gebilde, der Verwringungsknoten, entsteht, in welchem die Tuchfalten dreidimensionalgerichtet liegen. Die Funktion der Hände hat eine Form gestaltet, und aus diesem Knoten wird das Wasser mit einer Wirkung herausgedrückt, die — im Vergleich zum Auspressen — unverhältnismäßig geringen Kraftaufwand erfordert. Die gegeneinandergerichteten Wringungen unter Formung eines festen Mittelstückes stellen geradezu die Urform der natürlichen Bewegungen dar und haben zur Wortwahl „Verwringung“ Anlaß gegeben. — Die im Verwringungsknoten auftretenden Schubspannungen streben nach Lockerung, Entwringung. Das Hin- und Wegwringen zu und von einem Verwringungsknoten, der durch die Funktion gebildet oder bewahrt wird, enthüllt nach Weinert das Geheimnis der natürlichen Bewegungen.

Weinert hatte früher die erstaunlichen Leistungen des Wringens studiert und die Bewegungen analysiert. Zu seiner Überraschung fand er im menschlichen Fußskelett gleichartige Bewegungen, z. B. zwischen dem horizontalgelagerten Vorfuß und dem vertikalgestellten Rückfuß, die sich um das feste Mittelstück der Keilbeine wringen. Dessen Knochen (3 Keilbeine, Würfelbein und Kahnbein) sind vor-, neben- und übereinander angeordnet, also dreidimensionalgerichtet. Hier wird kein Verwringungsknoten geformt, sondern es ist ein Wringssystem vorhanden, dessen Gestaltung die Bewegung der wringenden Teile bestimmt. Im ersten Beispiel schuf die Funktion der Hände eine Form, in diesem zweiten Beispiel bedingt die Form die Funktion.

Das Gesetz der natürlichen Bewegungen ließ sich allenthalben im Tier- und Pflanzenreich bestätigen, zeigte sich auch bei unbelebten, in sich verschiebbaren Massen, denn Windwirbel, Wasserstrudel, Rauchfahnen, Staub- und Schneeverwehungen erwiesen sich als dreidimensionalgerichtete Bewegungen, den Kugelgesetzen unterworfen wie die Erdkugel selbst.

Das Wort „Wringen“ trennt die natürlichen Bewegungen von jenen der Technik; Ähnlichkeit zwischen ihnen kann bestehen, Gleichheit besteht nicht. — Mehrere Versuche, die Verwringung nach den Begriffen der Mechanik zu definieren, sind fehlgeschlagen. Praktisch wichtig ist für uns die Einsicht, daß wir die natürlichen Bewegungen nicht technisch sehen, mathematische Formen nicht in die Natur hineinprojizieren, Kraftleistungen der Wringung nicht nach den Regeln der Mechanik berechnen dürfen. Unsere Muskeln arbeiten physiologisch nur in Gruppen, und die Leistung jeder Gruppe ist höher, als sich durch Summierung der Einzelleistungen aller in der Gruppe vereinten Muskeln errechnen ließe (Fick). Physiologische Erklärungen hierfür — alternierende gegenseitige

Dehnung mit Kräftigung — lassen die Kräfteökonomie der Gruppenarbeit in der Verwindung begreifen.

Fünf Knochen bilden das Mittelstück des Fußskeletts, drei von ihnen wurden keilförmig (*cuneiformia*), eines würfelförmig (*cuboidium*) genannt, das fünfte einem Kahn verglichen (*naviculare*). Feste Bandverbindungen knüpfen diese Knochen so fest aneinander, daß die Zwischengelenke nur der Abfederung beim Aufspringen dienen. — Entgegen dieser Auffassung entdeckte Weinert, daß die fünf Knochen miteinander nach Art der Verkeilung fest verbunden sind, daß sie sämtlich Keilform und Keilfunktion haben und als dreidimensionalgerichteter Block insgesamt das Wringsystem bilden, um welches sich der Rückfuß in der Chopartschen Gelenklinie, der Vorfuß in der Lisfrancschen Gelenklinie wringen. Diese Wringung dient dazu, die senkrecht den Talus treffende Körperlast in die horizontale Belastung des Vorfußes zu wandeln.

Bei den Gegeneinanderbewegungen von Vorfuß und Rückfuß handelt es sich um Kugelverwindungen. Das sind Wringungen, bei welchen die wringenden Teile mit ihrer Peripherie einen Kugelmantelteil bestreichen, dessen Krümmungsmittelpunkt im Innern des Gefüges liegt. Der Radius stellt die vertikale Dimension dar, die peripheren Teile wandern nicht in Kreislinie über den Kugelmantel, sondern in einer den beiden horizontalen Dimensionen entsprechenden welligen Linie; eine solche begrenzt beispielsweise auch das Kugelsegment des Hüftgelenks (Abb. 1).



Abb. 1. Rechtes Oberschenkelbein mit Wringlinie am Gelenkkopf.

Will der Arzt einem Fuße die optimale Stellung und Form geben, so müssen seine Hände an Rückfuß und Vorfuß gleichzeitig die Wringbewegungen der Wäscherinhände ausführen und die wringenden Teile in engem Kontakt mit dem kugligen Keilbein-Wringsystem pro- und supinieren.

Im Keilbein-Wringsystem sind die Keilbeine I bis III in erster vertikaler Dimension und ist das Keilbein IV (Würfelbein) in zweiter vertikaler Dimension verkeilt zwischen Fersenbein und Vorfußknochen IV und V. Das Keilbein V (Kahnbein) schiebt sich in horizontaler, dritter, Dimension zwischen Rückfuß und die Keilbeine I bis III, es wird bei Lateraldrehung des Fußes vom Sprunggelenkkopf bis zum Anschlag an das Keilbein IV geführt. In dem fast quer zur Längsachse des Fußes stehenden Gewölbe sind die Gewölbesteine (II und III) oben breit und unten schmal, die seitlichen Stützsteine (I und IV) unten breit und oben schmal.

Das Keilbein IV (Würfelbein) hat noch eine zweite Keilfunktion: Sein proximaler Teil, unten schmal und oben breit, ist zwischen dem vorderen Ende des Fersenbeins, dem Keilbein III und den Vorfußknochen IV und V als Schaltstück des lateralen Tragstrahls, des

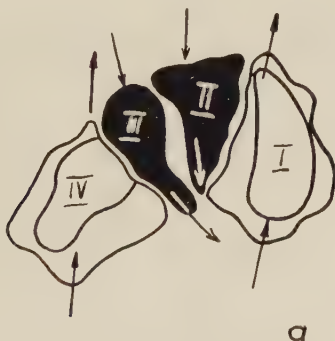


Abb. 2a. Die Steine des Quergewölbes in erster vertikaler Dimension verkeilt.



Abb. 2b. Keilbein IV als Schaltstück des lateralen Längsgewölbes in 2. vertikaler Dimension verkeilt

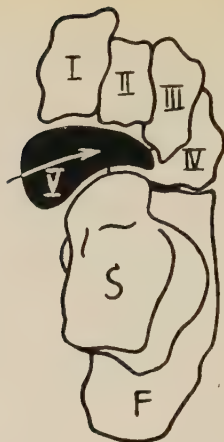


Abb. 2c. Keilbein V in horizontaler Dimension vom caput tali geführt.

Fersenbeinsystems, eingekeilt. Die Gelenkspalten laufen nach unten zusammen, das Längsgewölbe wird durch Belastung fester, es ist ein echtes Gewölbe.

Nur zwei echte Gewölbe sind im Fußskelett vorhanden, in Längsrichtung das Gewölbe des Fersenbeinsystems, in Schräg- oder Querrichtung das Gewölbe der Keilbeine I bis IV.

Das Quergewölbe wird funktionell ergänzt fersenwärts durch das V. Keilbein (Kahnbein) und die distalen Abschnitte von Sprung- und Fersenbein, zehenwärts durch die Basisteile der 5 Vorfußknochen (Metatarsalia), die mit den distalen Gelenkflächen der Keilbeine geradezu eine funktionelle Einheit bilden.

Dem sogenannten „Inneren Längsgewölbe“ kommt die Bezeichnung als Gewölbe nicht zu. Die Gelenkspalten zwischen Sprungbeinkopf, Keilbein V und Keilbein I laufen nahezu parallel, so daß die Knochen bei Belastung aneinander vorbeigleiten, die Wölbung sich abflacht, die Fußpunkte auseinander rücken. Bei Entlastung wird die frühere Form wiedergewonnen. Es handelt sich also um eine Federkonstruktion, eine Federbrücke oder Brückenfeder. — Ebenso ist das „vordere Quergewölbe“, die Bänderverbindung der Vorfußköpfchen, eine Federbrücke. Diese beiden hochelastischen Federkonstruktionen dienen hauptsächlich der Fortbewegung und finden auf den echten Gewölben ihren Halt.

Dem lateralen Längsstrahl, dem tragenden Gewölbe des Fersenbeinsystems, steht das mediale Längssystem, das vorzugsweise der

Bewegung dienende Sprungbeinsystem gegenüber. Zwischen beiden liegt trennend und verbindend der intermediäre dritte Längsstrahl des III. Keilbeins und 3. Vorfußknochens. Die proximale Spitze des 3. Keilbeins drängt sich fersenwärts zwischen die Keilbeine V und IV. Der Abstand dieser Spitze ist vom 3. Vorfußköpfchen etwa gleichweit entfernt wie von der Hinterfläche des Fersenbeinhöckers. Die starken Bänder nach allen Richtungen lassen die Spitze des 3. Keilbeins als einen Festpunkt erkennen, als den Nullpunkt aller im Fußskelett ablaufenden Verwindungen.

Der Rückfuß besteht aus dem Fersenbein und dem auf ihm thronenden Sprungbein. Das Sprungbein kann die vertikal auftreffende Körperlast nur richtig verteilen, wenn vom Becken und Hüftgelenk her die achsengerechte Übereinanderschaltung von Oberschenkel, Unterschenkel, Malleolengabel und Sprungbein bewirkt wird. Ist diese Voraussetzung erfüllt, dann geht die Belastungsrichtung zur Vorfußmitte.

Oberschenkelknochen, Unterschenkelknochen und das von der Unterschenkel-Knochengabel gelenkte Sprungbein stellen den oberen, ungemein langen und starken vertikalen Hebelarm dar, das Fersenbein den auffallend kurzen, den Boden erreichenden unteren Hebelarm. Die Drehung des oberen Hebelarms im Hüftgelenk nach lateral bewirkt die verfestigende Verwindung des gesamten Fußskeletts, die entgegengesetzte Medialdrehung lockert die durch Lateraldrehung gewonnenen Verfestigungen wieder in Entwindung. Festigung und Lockerung des Fußskeletts werden also durch die fernab liegenden Außen- und Innenroller des Oberschenkels herbeigeführt. Die Lateraldrehung wirkt zunächst auf das Sprungbein, es wird auf der korrespondierenden Gelenkfläche des Calcaneus (*Facies articulares posteriores*), die von medial hinten nach lateral vorn in dreidimensionaler Formung aufsteigt, soweit emporgeführt, daß die vorderen Gelenkflächen von Sprungbein und Fersenbein eine vertikale Ebene bilden, die Knochen sich ineinander verklinken, als würde ein Schraubenbolzen (Sprungbein) in die Schraubenmutter (Fersenbein) geschraubt. Zugleich mit dieser Verfestigung des Rückfußes führt der Sprungbeinkopf das 5. Keilbein (Kahnbein), in dessen proximale Höhlung er zentrisch eingreift, in horizontaler Richtung zwischen die übrigen Keilbeine und die Rückfußknochen und bis zum Anschlag am 4. Keilbein (Würfelbein). Das Keilbein V schließt hiermit einerseits den Keilbeinblock zusammen und befestigt andererseits die drei Abschnitte des Fuß-

skeletts miteinander. Das 5. Keilbein bildet somit den Schlüssel für die Verwringung und die Entwringung des Vorfußskeletts.

Bei Lateraldrehung des Sprungbeins verkreuzen sich die Längsmittelachsen von Sprung- und Fersenbein. Dieser Verkreuzung der Grundknochen der beiden Längssysteme folgt die funktionelle Überkreuzung des medialen Sprungbeinsystems als Obergeschoß und des bodennahen lateralen Tragstrahls. Demzufolge wendet sich das Sprungbeinsystem lateralwärts, das Fersenbeinsystem durch Bodendruck medialwärts, von beiden seitlichen Längsstrahlen gehen Druckwirkungen aus auf das intermediäre Längssystem. Das 3. Keilbein wird von den Keilbeinen V und IV emporgedrückt, der 3. Vorfußknochen von den gegendrückenden Strahlen, die sich dann um das intermediäre System verwringen, den Vorfuß hierdurch zusammenklammern, so daß der Vorfuß in Längs- und in Querrichtung gefestigt ist.

Die Entwringung erfolgt, sobald sich bei der Abwicklung der Fußsohle das Fersenbeinsystem und die Vorfußköpfchen 5 bis 3 vom Boden abgehoben haben, der Lastweg sich zum Obergeschoß umschaltet. Mit der Medialdrehung des Sprungbeinkörpers löst sich im Vorfußteil der 3. Strahl aus der Umklammerung funktionell, ohne seine Lage anatomisch zu ändern, das 5. Keilbein folgt dem Taluskopfe medialwärts, im Rückfuß verbreitert sich der Verkreuzungswinkel der Längsachsen von Sprungbein und Fersenbein, die vorderen Gelenkflächen dieser Knochen klaffen auseinander, das Fersenbein wird vom Sprungbein her schräg belastet, mehr zur Innenkante hin.

Bei der Fortbewegung wird der Fuß fest verwungen, die Körperlast wird auf den lateralen Tragstrahl geworfen, entlang dem Fersenbeinsystem zum Kleinzeheballen, dann entlang der Querfederbrücke bis zu den Grundgelenken der 2. und 1. Zehe geführt. In der nächsten Phase tritt Entwringung ein, und nunmehr übernimmt das Sprungbeinsystem die Arbeit der Fortbewegung. Abwechselnd werden also die Längssysteme erhöht beansprucht und zu kurzer Ruhe entspannt.

Entfällt aber diese wechselnde Be- und Entlastung, wird das Sprungbein dauernd schräg belastet, liegt also eine ständige leichte Entwringungsform vor, die meistens durch falsches Schuhwerk herbeigeführt oder unterhalten wird, dann weicht das Sprungbein dem ständigen Druck gemäß vom Calcaneus ab, wird „enthrontr“.

Hiermit wird die ganze Reihe der Fußverformungen eingeleitet, die als Abgleit-, Senk-, Platt- und Spreizfuß heute eine Volkskrankheit geworden ist mit allen Folgen.

Durch den verstärkten Druck zum Sustentaculum tali hin wird das Caput tali nach medial vorn unten in Verwringungslinie geschoben. Das Sprungbein legt seinen Lastanteil auf die Innenkante des Tuber calcanei, das hierdurch in Pronation gedrängt wird, so daß nur noch der innere Höcker auftritt, während normalerweise beide Höcker gleichmäßig belastet werden (Weinert, a). Mit dem Abgleiten des Caput tali wird die Kuppel der Längsbrückenfeder (Inneres Längsgewölbe) abgeflacht; wenn das Caput tali tiefer zu liegen kommt als die Keilbeine V (Kahnbein) und I, scheint sich das Sprungbeinsystem dorsalwärts aufzubiegen, tatsächlich handelt es sich aber um das Absinken des Caput tali. Dieses Absinken hat weiterhin zur Folge, daß das Caput tali nicht mehr zentrisch in die Kahnbeinhöhlung eingreift, sondern infolge der Halbluxation der kugelgelenkartigen Verbindung nach medial exzentrisch auf die mediale Hinterkante des 5. Keilbeins (Kahnbein) drückt und hiermit die dem Kahnbein distal verbundenen Keilbeine und Vorfußknochen in Abduktion bringt (Pes abductus). — Es kommt hinzu, daß mit der Abflachung der medialen Längswölbung auch das Keilbein I nicht mehr das Schräg-Quer-Gewölbe der Keilbeine seitlich stützt, so daß dieses Gewölbe sich ebenfalls abflacht und der Vorfuß zum Spreizfuß wird. Wie häufig die genannten Fußverformungen heute schon sind, geht auch daraus hervor, daß ein neueres Anatomiebuch (Braus-Elze) den beschriebenen ersten Verformungsakt (Fersenbein in leichter Pronationsstellung, nur der innere Höcker tritt auf) als normal beim rezenten Menschen bezeichnet. Normale Füße wurden offenbar nicht mehr gefunden.

Der Fuß ist ein lebendes Gebilde, in jeder Bewegungsphase, bei jeder Beanspruchung ändert sich die Form des Skeletts. Man kann die Eigenarten des Fußes nicht vom stehenden Fuße her entdecken, man kann nicht vom verformten oder kranken Fuße her die Ursachen der Verformung, nicht die Möglichkeiten der Verhütung oder Heilung finden.

Form und Funktion sind untrennbar verbunden und bedingen einander, aus der Funktion sind die anatomischen Formen richtig zu deuten. Die Bezeichnungen Kahnbein und Würfelbein haben die Funktionen dieser Knochen als Keilbeine nicht erkennen lassen. Sie sind funktionsgerecht als Keilbeine V und IV zu bezeichnen.

Die Keilform des Wringsystems zwischen Vorfuß und Rückfuß und die Verkeilungen der fünf Knochen, die es bilden, zeigen ein besonderes Prinzip im Skelettbau des Fußes, welches große Festigkeit neben begrenzter Beweglichkeit und elastischen Kraftwirkungen vereinigt. Nicht nur die Abfederung des aufspringenden Fußes wird ermöglicht, sondern die Dehnung der straffen Bänder bei Be-

lastung in der Fortbewegung fördert durch elastische Kraftentwicklung die Bewegung. Die Hauptaufgabe des Wringsystems der Keilbeine ist die Umwandlung der vertikal auftreffenden Körperlast in die horizontale Belastung des Vorfußes.

Vom Zentrum des Sprungbeinhauptkörpers wird die Last verteilt, ein Anteil wird über Caput tali und 5. Keilbein (Kahnbein) entlang der Innenbelastungsebene (Sprungbeinsystem) zu den beiden medialen Vorfußköpfchen, ein anderer Anteil über die Fersenbeinhöcker zu Boden gebracht. Gemäß der anatomischen Verkreuzung der Längsachsen des Sprungbeins und des Fersenbeins und der funktionellen Überkreuzung der beiden Längssysteme geht die Belastung vom Sprungbein zur hinteren äußeren Fersenbeinkante, dem processus lateralis, während die Außenbelastungsebene (Fersenbeinsystem) am processus medialis Bodenberührung gewinnt. Der Bodendruck läßt die Last im Fersenbein aufsteigen, und zwar vom processus lateralis medialwärts, vom processus medialis lateralwärts. Diese über Kreuz erfolgende Gesamtbelastung ermöglicht die Ausgleichsbelastung über die intermediäre Belastungsebene, die dem 3. Strahl entspricht und die Hauptbelastungsrichtung angibt. Es ist hiermit nicht gesagt, daß die Mittelteile des Vorderfußes die Hauptträger der Last sind, vielmehr werden alle Strahlen beansprucht.

Den drei Längssystemen des Fußskeletts entsprechen drei Quersysteme: das Rückfußsystem, das schräge Gewölbe der Keilbeine I bis IV, die vordere Quer-Brückenfeder. Nur das erste bedarf einer Erklärung. Es wurde erwähnt, daß zu Beginn der Fußverwringung das lateralwärts gedrehte Sprungbein sich bis zur Verklüngung der vorderen Gelenkflächen auf dem Fersenbein anhebt, und daß diese vorderen Gelenkflächen eine vertikale Ebene bilden. Diesen Gelenkflächen schmiegen sich das 5. Keilbein (Kahnbein) bzw. das 4. Keilbein (Würfelbein) an, denen das mediale bzw. das laterale Längssystem zugehören. Bei der Verwringung ist die Vertikalebene fest, bei der Entwringung klaffen ihre Knochen auseinander. Weinert vergleicht diese Lenkkonstruktion daher einer Drehscheibe, von der aus die Längssysteme ihre Richtung erhalten. Durch diese „Drehscheibe“ läuft die vertikale Achse, um welche sich das Sprungbein und das Fersenbein mit ihren Keilbeinen V und IV wie zwei Torflügel bewegen. Diese Stand- und Drehpfeilerkonstruktion gibt den anderen Konstruktionen, den Federbrücken und den sie stützenden Gewölben, festesten Rückhalt.

Statisch betrachtet überträgt der hintere Abschnitt des anatomischen Sprungbeinsystems einen Lastteil auf den vorderen Abschnitt des anatomischen Fersenbeinsystems und der hintere Abschnitt des Fersenbeinsystems einen Lastteil auf den vorderen Abschnitt des Sprungbeinsystems.

Für die Lastumwandlung vom Rückfuß zum Vorfuß ist jene Lastübertragung maßgebend, die vom Taluskopf zum lateralen Teil des 5. Keilbeins geht und sich bei der Einkeilung des Kahnbeins dem 4. Keilbein (Würfelbein) mitteilt. Diesem Druckanteil gesellt sich jener hinzu, der unmittelbar auf das Fersenbein und über die *articulatio calcaneo-cuboidea* zum 4. Keilbein gelangt. Wir haben eine medio-laterale Druckwirkung von Keilbein V auf Keilbein IV, in diesem geht der Druck zehenwärts und erlangt an der *Tuberositas ossis metatarsalis V* Bodenberührung. Hierdurch wird die Lastfortpflanzung von lateral nach medial umgeschaltet, drückt gegen den distalen Fersenbeinabschnitt, der als seitliche Stütze des Keilbeingewölbes erkannt wurde, und pflanzt sich von Keilbein zu Keilbein medialwärts fort, wobei die Basisabschnitte der Vorfußknochen sich in Kugolverwindung pronieren; die Vorfußköpfchen 5 bis 2 erfahren die gleiche Verlagerung durch Druckwirkung vom *Capitulum 5* bis zu *Capitulum 2*. — Hiermit ist die Umschaltung zur horizontalen Belastung vollendet.

Hermann von Meyer nahm zu Anfang der achtziger Jahre des vorigen Jahrhunderts den Kampf auf gegen die Verunstaltungen des Vorfußes durch die damals üblichen symmetrischen Schuhe. Gemäß seinen mathematisch-technischen Neigungen sah er den Weg der Hauptbelastung vom stärksten Rückfußknochen (Mitte des hinteren Fersenbeinabschnitts) zum stärksten Vorfußknochen (*Metatarsale I*) als naturgegeben an, identifizierte Belastungsrichtung und Belastungsweg und lehrte daher, daß Schuhleisten und Schuhe in der Meyerschen Linie gebaut werden mußten. Er führte den asymmetrischen Schuh als fußgerecht ein. Obwohl sich die in der Meyerschen Linie gebauten Schuhe praktisch nicht bewährten, blieb seine Lehre herrschend. Durch diese Schuhe, die eine ständige Schrägbelastung des Fersenbeins mit Abgleiten des Sprungbeins erzwangen, wurde die Senk- und Plattfußbildung zu einer Volkskrankheit. — Hans Virchow beklagte schon 1883 den „mangelnden Sinn für das Tatsächliche“ und schrieb: „Man muß den mathematischen und physikalischen Scheinerkenntnissen so scharf entgegen treten, weil sie die Lücken unseres Wissens glatt überstreichen und an die Stelle eines komplizierten, noch nicht aufgelösten, aber reichen Inhalts eine zwar korrekte und durchsichtige, aber unwahre und arme Form setzen.“

Den umfangreichen Fußstudien H. Virchows, der auch die Aufstellung der Skelette „in Form“ lehrte und durchführte, verdankte Weinert wertvolle Erkenntnisse, besonders hinsichtlich der Funktionen.

Von der wohlerhaltenen Form des Keilbein-Wringsystems und besonders des Quergewölbes hängt die gute Wölbung der medialen Längsfederbrücke ab, deren Kuppel vom Caput tali und den Keilbeinen V und I gebildet wird. Der Vergleich dieser Federbrücke, des „Inneren Längsgewölbes“, und der langen Sehnen der Zehenbeuger mit Bogen und Sehne ist optisch für den stehenden Fuß zulässig, kann aber funktionell nur für den arbeitenden Fuß bei der Sohlenabrollung gelten, weil hierbei die langen und die kurzen Zehenbeuger gedehnt, gekräftigt, zur Kontraktion gereizt werden und in der Abstoßphase den Fuß „schießen“ wie die Bogensehne den Pfeil. So ist auch für die Senkfußbildung nicht die Erschlaffung der langen Zehenbeuger verantwortlich, sondern diese entsteht, wie Weinert (a) nachwies, durch das Abgleiten des Sprungbeinkopfes nach vorn innen, das den ersten Verformungsakt einleitet. Als weitere Verformungen folgen die Pronationsstellung des Tuber calcanei, die nur noch den inneren Höcker auftreten läßt, die Halbluxation der kugelgelenkartigen Verbindung des Caput tali mit dem 5. Keilbein (Kahnbein), durch welche das Caput tali exzentrisch gegen die mediale Hinterkante des 5. Keilbeins drückt, so daß der ganze Vorfuß abduziert wird (Pes abductus), und schließlich zur Abflachung des Quergewölbes mit Spreizfußbildung führt.

Die als Verwindung geschilderten Bewegungen im Fußskelett sind den Anatomen als Torsionen geläufig. In Übereinstimmung mit Mollier hat der Orthopäde Hohmann die Bewegungen der seitlichen Längsstrahlen des Fußskeletts als Torsion-Detorsion um die Längsmittelachse des Fußes gelehrt. Seine früheren Schüler haben die Weinertsche Auffassung bestätigt, daß es Verwindungen sind. So schreibt Schede, „daß es sich sowohl im Tarsus als auch im Vorfuß um Bewegungskomplexe handelt, die nach allen drei Dimensionen und in allen drei Raumebenen erfolgen. „Auch Thomsen hat die grundsätzlichen Unterschiede zwischen Torsion und Verwindung dargelegt und bestätigt, daß die Torsion eine zweidimensional-, die Verwindung eine dreidimensionalgerichtete Bewegung ist. Eine „physiologische“ Torsion gibt es nicht!

Als beste Veranschaulichung einer Verwindung mit dem Hin- und Wegwinden um den Verwindungsknoten hat Weinert eine körperliche Achtertour mit gegensinniger Beugung über die Flächen bezeichnet. Im Fußskelett entsteht bei der Fortbewegung eine körperliche Achtertour des Lastwegs dank der Funktion des Keilbein-Wringsystems. Die eine Hälfte der 8 läuft vom inneren Fersenbeinhöcker ausgehend entlang dem Fersenbeinsystem zum Kleinzeheballen und über die vordere quere Federbrücke zum Großzeheballen. Nach Umschaltung des Lastweges zum Obergeschoß steigt die andere Hälfte der 8 im Sprungbeinsystem zum Talocruralgelenk auf und kehrt von hier über den äußeren zum inneren Fersenbeinhöcker zurück. Die Biegungen der oberen und unteren Schleifen der 8 und die verschiedenen Höhen zwischen Boden und Kuppe (Talocruralgelenk) können auf der

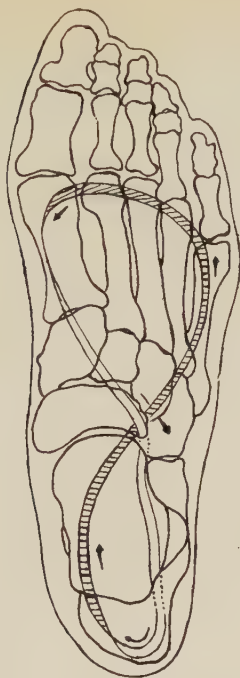


Abb. 3. Schema der Achtertour.

Papierfläche nicht dargestellt werden, die Zeichnung (Abb. 3) ist daher grobschematisch.

Denkt man sich um den Rücken einer schreitenden oder laufenden Person eine 8-Form derart gelegt, daß die obere Schleife der 8 in Schulterhöhe, die untere in Gesäßhöhe liegt, so sieht man an den Rumpfbewegungen Wringungen des Beckenrings und Gegenwringungen des Schultergürtels alternierend auftreten, zugleich mit dem Vorschwingen eines Beins schwingt der Arm der anderen Seite vorwärts. Wringung und Gegenwringung sind miteinander über die Wirbelsäule verbunden, jeder Wirbelkörper bewegt sich um eine sagittale, eine frontale und eine vertikale Achse in einer vom Becken aufsteigenden Reihenfolge, es zeigt sich also auch hier eine Verwringung des Rumpfes um die untersten Brustwirbel.

Es war Weinert nicht vergönnt, das geplante zusammenfassende Werk zu schreiben. Seine Freunde konnten mir nur Sonderdrucke und Manuskripte überlassen, die sich mit den Rätseln des Fußes und des Beins befaßten. In einigen Bemerkungen hatte Weinert neben dem Fuß das Herz genannt als besonders gutes Beispiel der Verwringungsgesetze. Aufzeichnungen hierüber bekam ich nicht. Daher habe ich zunächst die Verwringungsgesetze am menschlichen Herzen geprüft. Über die Ergebnisse habe ich berichtet.

Die Herzkammern drehen sich in Kugelverwringung nach rechts vorn oben mit dem Verwringungsknoten *Pars membranacea septi ventriculorum*. Diese Aufwringung fällt mit der Anspannungszeit der Kammerwände zusammen und führt zur Verkürzung und Begradigung der arteriellen Abstromwege. Rechtwinklig zur Längsachse tritt die zweite Verwringung des ganzen Herzens ein, nämlich jene zwischen den Systemen der Kammern und den Systemen der Vorkammern. Beide verhalten sich entgegengesetzt einmal hinsichtlich Füllung und Entleerung, dann auch in ihrer Bewegung: Während der Aufwringung der Ventrikel nach rechts vorn oben schwenken die Vorhöfe nach links hinten unten und füllen sich aus den verkürzten und begradigten Einströmungsbahnen der Venen. Während der Austreibung des Blutes aus den Ventrikeln schwenken die Vorhöfe zurück über die atrio-ventriculären Ostien. Sobald die Kammerwände nach Schluß der Semilunarklappen in Entwringung (Diastole) gehen, entleeren die Vorhöfe ihr Blut durch Kontraktion ihrer vertikalen Wandmuskeln, die durch die kammer-systolisch herzspitzenwärts gezogene Ventilebene gedehnt, gekräftigt und zur Kontraktion gereizt worden waren und bei Beginn der Kammerdiastole losgelassen wurden. Der cavanahe Teil der Ventilebene schnellte etwas später empor, weil er von den Bulbusmuskeln der rechten Kammer erst nach Entleerung des Bulbus freigegeben wird. — Jeder Kontraktion geht die kräftigende Dehnung voraus. Die Kammerwände werden durch das Vorhofsblut gedehnt, das sich dem — stets erheblichen — Restblut hinzugesellt; je mehr Venenblut vom Vorhof einströmt, desto stärker wird die kräftigende Dehnung der Kammerwandmuskeln für ein größeres Schlagvolumen nutzbar. Die Muskeln der linken Kammerwand spannen sich unter Faserverschiebung und Dehnung um das in Diastole aufgenommene Blutvolumen, bis sie genügend gekräftigt sind, das Blut gegen den Aortadruck auszutreiben, und zwar „mit wachsender Kraft“, die aus der Dehnung entsteht — ähnlich wie beim kreißenden Uterus. Die Wandmuskeln des linken Ventrikels verlaufen in räumlichen Kurven mit Wendungen nach allen drei Dimensionen, mit Über- und Unterkreuzungen, aus denen sich Hypomochlien ergeben, die eine rasche Kontraktion der ganzen Faserlänge verhüten, vielmehr die Kontraktionen sich wellenförmig von der Spitze zur Basis fortpflanzen lassen.

Die Betrachtung der Herzfunktionen und -koordinationen gemäß der Verwringungslehre hat Einsichten und Erklärungen ergeben, die ohne Kenntnis der dreidimensionalgerichteten Bewegungen nicht zu erlangen waren. Auch die Besonderheiten der Entleerung der rechten Herzkammer wurden dem Verständnis erschlossen durch Berücksichtigung der Wringungsveränderungen in der Ein- und der Ausströmungsbahn. Die Arbeit des linken Ventrikels war nicht erkennbar gewesen, solange man einen Austreibungsmechanismus suchte, der das Blut in der Herzkammer emporsteigen lassen sollte, wie etwa ein Kolben im Zylinder aufsteigt. — Die Weinertsche Verwringungslehre hat sich auch am Herzen bestätigt.

Die Entdeckung, daß nur die dreidimensionalen Bewegungen physiologisch sind, die Einsicht, daß die alltäglichen Bewegungen des Wäscheauswringens geradezu die Urbewegungen der Natur spiegeln, die Folgerungen hieraus, daß die Bewegungslehre um-

gestaltet, die Berechnung der Muskelleistungen neu begonnen werden muß, stellen der Forschung Aufgaben. Wer Verwindung und Gegenverwindung wahrgenommen hat, kann nicht mehr übersehen, daß sie bei jedem Geher, Läufer, Hürdenläufer ständig sichtbar werden. Man betrachte die ungezwungenen Bewegungen des Menschen, die Schwimmbewegungen der Fische und des kraulenden Schwimmers, die Wringkurven an Baumstämmen und Astgabelungen, an breitblättrigen Pflanzen, an Gräsern und Ranken. Wir sehen diese Raumkurven täglich, sie sind uns nichts Besonderes. Weinert erkannte das Besondere im Alltäglichen! Die gesamte Naturforschung war sich der Besonderheit lebendiger Bewegung und Formung nicht bewußt. Irgendwo im Schrifttum heißt es: „Wenn wir uns die rechte Herzkammer als eine liegende Pyramide vorstellen, dann berechnen wir ...“ — dann berechnen wir eine Pyramide, kein Herz!

Wenn eine Bewegung die drei Dimensionen des Raumes gleichzeitig durchwandert, können eine oder zwei Dimensionen überwiegen; hierfür ein Beispiel: Goethe fand bei seinen morphologischen Studien an dikotylen Pflanzen zuerst die Entstehung der Grundrosette aus den sich spiralig übereinander schichtenden Blättern und nannte diese Wachstumsrichtung die Horizontal- oder Spiraltendenz, das nachfolgende Stengelwachstum die Vertikal- oder Kolumnartendenz. Er unterschied zwei entgegengesetzte Prinzipien, erkannte aber, das keines ohne das andere zu denken ist, nur beide zusammen lebendig wirken (Haecker).

Wir erblicken die dreidimensionalgerichtete Bewegung und Formung darin, daß im Vertikalprinzip die vertikale Dimension die Oberhand gewinnt, die in der Grundrosette ganz zurücktrat, aber nicht fehlte, denn die Grundrosette hat ja auch Höhe. Die Horizontaltendenz tritt beim Höhenwachstum vollständig zurück, gewinnt dort, wo Sprossungen auftreten, wieder Bedeutung und setzt sich nach Goethe durch die ganze Pflanze fort. Die mathematische Betrachtungsweise schied Zusammengehöriges und vermochte die Drei-Einheit nicht zu entdecken.

Das Wort „Verwindung“ entstammt dem in Deutsch und Englisch gebräuchlichen Wort Wringen (Wringing) und will einen neuen Begriff für die Naturerkenntnis einführen, den Begriff der natürlichen Bewegungen und Formungen, die dreidimensional gerichtet verlaufen und sich von den Bewegungen der Technik und Mechanik grundsätzlich unterscheiden, daher aus diesen auch nicht erklärt werden können.

Kein künstliches Wortgebilde vermag die vielfältigen Eigenarten der natürlichen Bewegungen zusammenzufassen. In der alltäglichen Arbeit des Wäscheauswringens fand Weinert geradezu die Urform

der natürlichen Bewegungen und entschloß sich, den Begriff „Verwringung“ zu schaffen. Daher erscheint es geboten, im wissenschaftlichen Sprachgebrauch den Bezeichnungen Wringen, Verwringungslehre, wringing-principle den gebührenden Platz einzuräumen. Hierdurch wird von vornherein die Trennung der „Natürlichen oder Kugeltechnik“ von der „Künstlichen oder Rad-Technik“ betont.

Das Naturgesetz der Bewegung und des Wachstums ist zu wichtig, als daß es auf die Dauer totgeschwiegen werden könnte. Mein Streben ist es, jetzt, fast 20 Jahre nach Weinerts Tod, die Ergebnisse seiner jahrelangen Forschungen der Vergessenheit zu entreißen.

Schrifttum

Braus-Elze: Anatomie des Menschen, 1. Bd., 3. Aufl., Springer Verlag Berlin-Göttingen 1954. — Fick, R.: Über die Bewegungen und die Muskelarbeit an den Sprunggelenken des Menschen. Sitzgsber. Preuß. Akad. d. Wissensch., Physikal.-mathemat. Kl. 1931, XXIII, Berlin 1931. — Gerbis: Funktionen und Koordinationen des menschlichen Herzens in der Schau der August Weinertschen Verwringungslehre. Ärztl. Forschg. 1955, Heft 11. — Haecker, V.: Goethes morphologische Arbeiten und die moderne Forschung. Gustav Fischer, Jena, 1927. — v. Meyer, Hermann: Die richtige Gestalt des menschlichen Körpers. Tascher, Kaiserslautern, 1874. — Mollier: Plastische Anatomie, Bergmann, München, 1924. — Schede, Frz.: Betrachtungen zur Detorsion des Vorfußes und der Detorsionseinlagen. Z. Orthopäd. 86, 4. Heft, 1955. — Thomsen, W.: Was bedeuten die Begriffe Torsion, Detorsion und Verwringung? Der Schuhmarkt, 1956, Nr. 20. Anl.: „Fuß und Schuh.“ — Virchow, H.: Beitrag zur Kenntnis der Bewegungen des Menschen. Würzburg, 1883. — Weinert, August: a) Das Problem der Fußleiden und seine Lösung. D. med. Welt, 1927, S. 7, 44, 78, 112. — b) Die anatomische und die funktionelle Belastung des menschlichen Fußes (zugleich: Die Grundform seiner Statik). Zbl. Chir. 1929, Nr. 16. — c) Der menschliche Fuß als Urbild gestaltender Funktion. Dt. med. Wschr., 1929, Nr. 35. — d) Einführung in das Gesetz der lebendigen Bewegung. Der Jungarzt, 1935/36, Heft 15. — e) Das Naturgesetz der Bewegung. Die Bedingungen für gesunde Bewegungsorgane und für naturgemäße Fußbekleidung. Der Schuhmarkt, Frankfurt a. M., 21 Folgen von Septbr. 1935 bis 1936. — f) Mehrere nachgelassene Manuskripte.

Dr. Hermann Gerbis,
Berlin-Wilmersdorf, Homburger Straße 6

*Aus dem Anatomischen Institut der Karl-Marx-Universität Leipzig
(Direktor: Prof. Dr. K. Alverdes)*

Die Entwicklung der Zwischenwirbelabschnitte des Halses beim Hühnchen¹

Von

R. Bertolini

Mit 4 Abbildungen

(Eingegangen am 29. September 1957)

A. Literatur

Schon Meckel (1825) und Barkow (1856) waren Zwischenknorpel bekannt, die die Gelenkflächen der Halswirbel bei den Vögeln trennen. Remak (1855) nannte diese Knorpelplatten Zwischenwirbelscheiben und beschrieb ihre Entwicklung. Sie gehen aus dem Schwanzteil des primitiven Wirbelkörpers oder, auf das nachfolgende Stadium bezogen, aus dem Kopfteil des sekundären Wirbelkörpers hervor.

Jäger (1859) entdeckte bei verschiedenen Vogelarten im Gelenk zwischen den Halswirbelkörpern ein Band, welches jeweils von der unteren Gelenkfläche eines Wirbelkörpers zur oberen des nächsttieferen zieht. Es verläuft durch eine zentral gelegene Öffnung des aus Faserknorpel bestehenden Meniscus intervertebralis und ist durch ausscherende Faserzüge mit ihm verbunden. In diesem „Ligamentum suspensorium corporum vertebralium“ werden nach

¹ Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

dem Ausschlüpfen noch Reste der Chorda dorsalis gefunden. Das Band entwickelt sich aus einer Zellmasse, die die Chorda dorsalis umhüllt und von einem Wirbelkörper zum anderen hinüberzieht.

Schwarck (1873) untersuchte Hühnchen vom 6. Tag der Bebrütung an. Die vorknorpelig angelegten Wirbelkörper werden durch ein Intervertebralsegment, das ebenfalls aus Knorpelgewebe bestehen soll, getrennt. Die Chorda dorsalis des Intervertebralsegmentes umgeben Zellen, die dem chordalen Wirbelkörper entsprechen. Aus ihnen entsteht das Ligamentum suspensorium und der Intervertebralknorpel. Die äußeren Zellen, von Schwarck als skelettbildende Schicht bezeichnet, liefern das Lig. intervertebrale, das mit dem Intervertebralknorpel in Verbindung steht.

Nach Gegenbaur (1874, 1898) entsteht zuerst eine kontinuierliche Anlage aus Knorpelgewebe. Der zwischen den Wirbelkörpern des Halses liegende Knorpel wird zu dem intervertebralen Meniscus. Über die Entwicklung des Ligamentum suspensorium wird nichts mitgeteilt.

Balfour (1881) schreibt, daß sich ungefähr am 5. Tage das zellige Rohr um die Chorda in vertebrale und intervertebrale Abschnitte differenziert. Bald gliedert sich jeder Intervertebralsegmentabschnitt in zwei Teile, die sich jeweils mit den benachbarten Vertebralabschnitten vereinigen. Das unmittelbar an die Chorda angrenzende Stück unterliegt dieser Teilung nicht und liefert das Ligamentum suspensorium. Auf die Menisci intervertebrales des Halses wird nicht näher eingegangen.

Die Ergebnisse von Froriep (1883) lassen sich wie folgt zusammenfassen: Am 8. Tage hat sich der aus dem primitiven Wirbelbogen abgesonderte perichordale Faserring zu dem der Chordascheide anliegenden, von Wirbelkörper zu Wirbelkörper ziehenden Ligamentum suspensorium ausgebildet. Gleichzeitig beginnt sich an der kranialen Fläche des Wirbelkörpers eine Bindegewebsschicht abzusondern, die zum Meniscus intervertebralis wird.

Wiedersheim (1883) sieht in den faserknorpeligen Menisci ein Produkt des früher vorhandenen Intervertebralknorpels. Männich (1902) arbeitete über die Entwicklung der Wirbelsäule von *Eudytes chrysocome*. Der Autor schließt sich zu den oben genannten Fragen der Meinung Frorieps an. Nach Schauinsland (1906) entwickelt

sich die Wirbelsäule aus den Sklerotomen. Beim Aufbau eines Wirbels beteiligt sich immer die Hälfte zweier benachbarter Sklerotome. Vielleicht wird für das spätere Intervertebralsegment ein Teil des kaudalen Sklerotomabschnittes verwendet. Nach ihm bestehen die vollentwickelten Menisci aus einem größeren, teils bandartigen, teils faserknorpeligen Gewebe und dem inneren longitudinalen Ligamentum suspensorium.

Piiper (1928) gibt eine umfassende Darstellung über die früh-embryonale Entwicklung der Wirbelsäule der Vögel. Er untersuchte insgesamt 48 Embryonen von *Larus canus* und *Struthio australis* im Alter vom 2. bis 10. Tag der Bebrütung. Zuerst bilden sich um die Chorda Sklerotome, die sich bald in craniale und caudale Halbsklerotome, Sklerotomiten und Skleromeren teilen (Präspondyles Stadium). Intersklerotomal wird die Chorda leicht eingeschnürt. Um die dazwischenliegenden Erweiterungen bildet das Mesenchym sogenannte Perichordalringe, diese schließen sich zu der einheitlichen, die Chorda umhüllenden, vorknorpeligen Perichordalröhre zusammen (Protospondyles Stadium). Die Einschnürungen der Chorda greifen tiefer, aus der Perichordalröhre grenzen sich zu den Perichordalringen alternierend die Vertebralringe ab, die von undifferenziertem Gewebe, den „interstitial bodies“, kranial und kaudal voneinander getrennt werden. Ein „interstitial body“ liefert die prospondyle und opisthospondyle Zone, die zusammen mit dem Vertebralring den primären Wirbelkörper bilden. Der Rest des „interstitial body“ wird zum „primary intervertebral body“ (Mesospondyles Stadium).

Entsprechend der oben genannten Fragestellung soll die Entwicklung des primären Wirbelkörpers nicht behandelt werden. Es wird in dem nun folgenden letzten, dem sogenannten metaspondylen Stadium, der Intervertebralknorpel weiter differenziert. Bei Remane (1936) heißt es (zit. nach Piiper): „Intervertebral vereinigen sich der primäre Intervertebralkörper und die ihm anliegenden Derivate der kranioventralen Sklerotomteile zum sekundären Intervertebralkörper. Der primäre Teil liefert wahrscheinlich das Ligamentum suspensorium, die Außenzone (Derivat der kranioventralen Sklerotomteile) den eigentlichen Meniscus.“

Vergleicht man die bisherigen Ergebnisse über die Entwicklung der Halswirbelsäule der Vögel, so ergibt sich:

		Entwicklung der Menisci intervertebrales	Entwicklung des Liga- mentum suspensorium corporum vertebraliū
Remak	1855	aus dem Schwanzteil des primitiven Wirbelkörpers	—
Jäger	1859	zit. Remak	aus Zellmassen um die Chorda
Schwareck	1873	Intervertebralraum: 1. Innere Schicht: Chordaler Wirbelkörper → Inter- vertebralknorpel 2. Äußere Schicht → Inter- vertebralligament	Teil des chordalen Wirbelkörpers
Gegen- baur	1874	primitive Knorpelanlage zwischen den Wirbelkörpern	—
Balfour	1881	—	„Aus einem Stück des Intervertebral- abschnittes“
Froriep	1883	Bindegewebsschicht an der cranialen Fläche des Wirbel- körpers	Teil des perichor- dalen Faserringes
Wieders- heim	1883	Intervertebralknorpel	—
Männich	1902	zit. Froriep	zit. Froriep
Schauins- land	1906	vielleicht aus dem caudalen Sklerotomabschnitt	—
Piiper	1928	1. „interstitial body“ 2. „primary intervertebral body“ + kranioventrale Sklerotomteile → „secon- dary intervertebral body“ daraus wahrscheinlich aus der äußeren Zone die Menisci	wahrscheinlich aus der zentralen Zone des „primary inter- vertebral body“
Remane	1936	zit. Piiper	zit. Piiper

Es liegen mehrere Ansichten über die Entwicklung der beiden intervertebral gelegenen Bänder vor. Die Mitteilung unserer Ergebnisse erscheint deshalb berechtigt.

B. Methodik

Von 200 zum Teil für andere Zwecke bebrüteten Hühnereiern mit einer Bebrütungszeit von wenigen Stunden bis zu 20 Tagen wurden zur Klärung der Differenzierung des Zwischenwirbelgewebes nach Fixation in Bouinscher Lösung und Paraffineinbettung histologische Präparate zum Teil in Serienschnitten hergestellt. Schnittdicke $10\ \mu$, Schnittrichtungen: sagittal, frontal und horizontal. Ferner wurde die Halswirbelsäule einjähriger und zweijähriger Hühner untersucht.

Färbungen: Hämatoxylin-Eosin, Hämatoxylin-Säurefuchsin-Lichtgrün nach Crossmon, Bismarckbraun.

Histochemische Methoden: $1\frac{0}{00}$ Toluidinblau in einem Citratpuffer von pH 4,0 (Gomori, 1952). Eindeckung der Präparate in Glycerin-Gelatine. Perjodsäure-Oxydationstechnik (PJS-Reaktion) nach McManus (1946).

C. Befunde

Bebrütungszeit 5 Tage

HE: Chorda dorsalis intravertebral geringgradig eingengt; intervertebral wenig erweitert. Die Anlagen der Wirbelkörper sind bereits zu erkennen; man sieht chromatinreiche Zellkerne, umgeben von einem schwach blauen Plasma. Nach ventral werden sie von einem lockeren, größere Blutgefäße enthaltenden Mesenchym begrenzt, dorsal schließt sich das Rückenmark an. Kranial und kaudal sind jeweils schmale eosinophile Gewebstreifen, die Intervertebralabschnitte, mit dicht gelagerten Zellen eingeschaltet.

Toluidinblau: Perichordal, im Bereich der Wirbelkörper nur an Stellen mit fortgeschrittener Differenzierung zarte Purpurfärbung der Grundsubstanz. Chordascheide dunkelviolett bis dunkelblau.

PJS: Chordascheide deutlich, Zellmembranen nur schwach positiv. Innerhalb der Wirbelkörper PJS-Reaktion negativ, dagegen sind in der Chorda vereinzelte interzellulär gelegene, positiv reagierende Einlagerungen nachweisbar.

Bebrütungszeit 8 Tage

HE: Intervertebrale Einschnürungen der Chorda tiefergreifend. Wirbelkörper vorknorpelig angelegt. Unterschiedlich große Zellen, überwiegend abgerundete Zellkerne mit lockerem Chromatingerüst, bläuliches Plasma. Die Zellen werden durch ein sich dunkelblau

anfärbendes, wabenförmiges Gitter voneinander getrennt. Die der Chordascheide anliegenden Zellen sind perlschnurartig aufgereiht, ihre Kerne erscheinen länglicher als die der übrigen Zellen. Die intervertebralen Abschnitte bestehen im Sagittalschnitt aus verschiedenen Zellagen. Entlang der Chorda dorsalis ziehen Zellstränge von einem Wirbelkörper zum nächsten. Ihre Kerne sind längsgerichtet, sie gleichen den perichordalen Zellen innerhalb des Wirbelkörpers. Nach außen folgt eine aus 4 bis 6 Reihen bestehende Zellschicht in elliptischer Lamellenordnung. Den Abschluß bildet ein mäßig verdichtetes Mesenchym.

Toluidinblau: Metachromasie des Vorknorpels. Grundsubstanz hell- bis dunkelviolett, Kernmembran tiefblau. In den Rand-



Abb. 1. 5 Tage alter Hühnerembryo. Sagittalschnitt. Chorda dorsalis, zwei vorknorpelige Wirbelkörperanlagen des Halses mit einem Intervertebralabschnitt, hier ebenfalls perichordal Vorknorpel. Toluidinblau, 10 μ , Vergr. 140fach.

gebieten der vorknorpeligen Wirbelkörper ist die Reaktion stärker. Die Zellen werden durch ein dunkelblaues Gerüst getrennt. Besonders auffallend ist ein sich metachromatisch verhaltender perichordal gelegener Zellring des Intervertebralabschnittes. Ein Wirbelkörper läuft wie zwei aufeinandergesetzte stumpfe Kegel kranial und kaudal aus. Die stumpfen Fortsätze zweier benachbarter Wirbel berühren sich. Die hier liegenden Zellen gehören bereits dem Intervertebralabschnitt an. Sie verhalten sich jedoch histologisch wie der Vorknorpel der Wirbelkörper (Abb. 1). In den übrigen Abschnitten zeigen sich feinste tüpfelförmig verteilte Substanzen mit Metachromasie.

PJS: Chordascheide deutlich, Zellmembranen nur gering positiv. Vorknorpel: Zellkerne zum Teil stark, teils schwach positiv. Grundsubstanz mäßig positiv. Zwischen den Zellen stellt sich ein wabiges, stärker reagierendes Gerüst dar. Im Intervertebralabschnitt verhält sich der perichordale Zellsaum wie der Vorknorpel der Wirbelkörper, die benachbarten Anteile zeigen keine PJS-Reaktion.

Bebrütungszeit 10 Tage

HE: Wirbelkörper mit reifem Vorknorpel. Zellkerne abgerundet bis spindelförmig. Vermehrung der bläulichen Grundsubstanz. Die Intervertebralabschnitte erscheinen zusammengestaucht. Hier ist der perichordal gelegene Vorknorpel unregelmäßig ringförmig verbreitert. Lateral, ventral und dorsal schließt sich nach einer sehr kurzen Übergangszone eosinophiles Gewebe an. Es besitzt radiär verlaufende, dicht gelagerte Zellkernreihen, so daß der Eindruck eines Bandes entsteht. Chorda dorsalis intervertebral stark eingesehnürt. In ihr ist in diesem Bezirk eine Zunahme eosinophiler Substanzen nachweisbar. In den plasmaverdichteten Abschnitten treten kleine längliche chromatinreiche Zellkerne auf, deren Größe etwa die Hälfte eines Zellkernes der übrigen Chordazellen beträgt. Die betreffenden Kerne unterscheiden sich weiterhin durch eine starke Auflockerung des Chromatins. Nicht selten sieht man zwischen zwei Wirbelkörpern entweder an der kranialen oder an der kaudalen Fläche den Beginn der Gelenkspaltbildung. Dazwischen liegt das intervertebrale Gewebe, das entweder noch mit dem nächsthöheren oder mit dem nächsttieferen Wirbel verbunden ist.

Toluidinblau: Starke Metachromasie des Vorknorpels. Ebenfalls ist in den intervertebralen Abschnitten eine Zunahme der Metachromasie zu verzeichnen, wenn auch der Effekt infolge der zahl-

reichen dicht gelagerten, bandartig gereihten Zellkerne nicht sehr augenfällig ist. Die oben beschriebenen, innerhalb der Chorda dorsalis intervertebral gelegenen eosinophilen Substanzen geben einen metachromatischen Effekt. Chordascheide dunkelblau. Ob die Randgebiete der Scheide metachromatisch reagieren, ist infolge der anliegenden, violetten Vorknorpelgrundsubstanz nicht sicher zu sagen.

PJS: Schwach-positive Reaktion der Grundsubstanz des Vorknorpels. Stärkere rosa bis rote Färbung der Zellkerne. Chordascheide und Substanzen, die in der Chorda intervertebral liegen, positiv. Ferner intervertebral in den peripheren Abschnitten stärker positiv reagierendes Gewebe als perichordal.

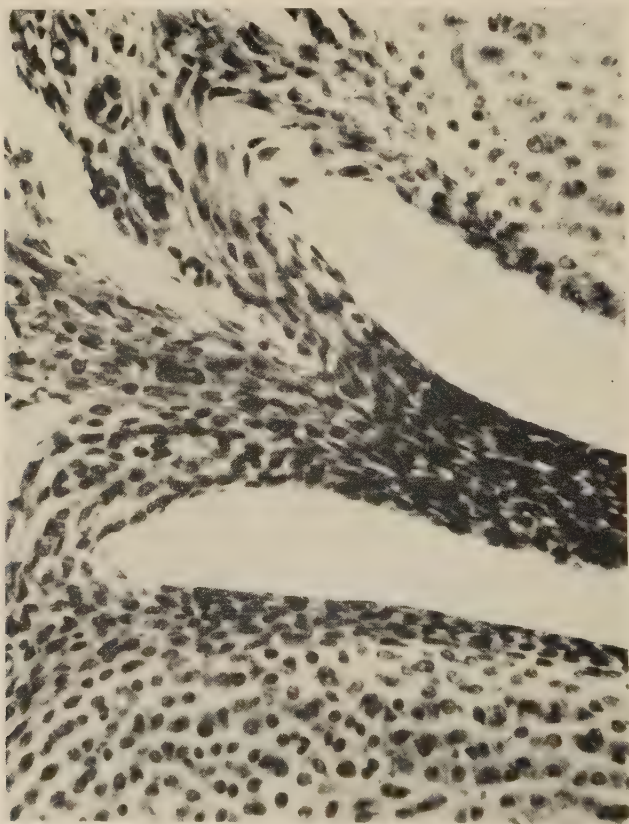


Abb. 2. 17 Tage 14 Stunden alter Hühnerembryo. Sagittalschnitt. Ventrale Abschnitte eines Gelenkes der Halswirbelkörper. Die Gelenkhöhle wird durch einen Meniscus geteilt. HE, 10 μ , Vergr. 425fach.

Zusammenfassung der Bebrütungszeit vom 10. bis 21. Tag

HE: Beginnende Verknöcherung der Wirbelkörper. Intervertebral hat sich das Gewebe weiter differenziert. Gelenkspalten haben sich jeweils zwischen einem Wirbelkörper und einem Intervertebralabschnitt gebildet. Der Vorgang ist nicht einheitlich. Die Abgrenzung des Intervertebralabschnittes erfolgt auf 3 Arten:

1. Gelenkspalt zuerst zwischen der kranialen Fläche des kaudal gelegenen Wirbels und dem intervertebralen Gewebe.
2. Gelenkspalt zuerst zwischen der kaudalen Fläche des kranial vom intervertebralen Gewebe gelegenen Wirbelkörpers.
3. Ablösung zu gleicher Zeit von den benachbarten Wirbelkörpern.

Das Gewebe des Intervertebralabschnittes ist in diesem Stadium vergleichbar mit der Struktur des Perichondrium der angrenzenden Gelenkflächen der Wirbelkörper (Abb. 2). Es ist peripher am stärksten und verschmälert sich nach innen. Im Zentrum fehlt es in einem kreisförmigen Abschnitt vollkommen. Längliche Zellkerne werden von eosinophilem Plasma und zarten Fasern mit radiärem Verlauf umgeben. Im Zentrum des Gelenkes besteht ein völlig anderes Bild. In der Mitte sind die Gelenkflächen der Wirbelkörper durch eine Gewebsbrücke vom Typ des Vorknorpels miteinander verbunden. In ihr liegt die sehr stark zusammengepreßte Chorda dorsalis. Mehrmals wurde ein Einbruch der perichordal gelegenen Zellen des Intervertebralabschnittes in die Chorda gefunden. Die Chordascheide ist in den proximalen und kaudalen gelenknahen Anteilen der Wirbel aufgequollen, während sie intervertebral teilweise geschwunden ist. Es liegen hier längliche, von reichlich eosinophiler Grundsubstanz umgebene Zellkerne. Eine Verbindung zu dem oben beschriebenen kreisförmigen intervertebralen Gewebe ist nicht regelmäßig vorhanden. Die Befunde lassen sich wie folgt vereinigen: Es hat sich ein Meniscus intervertebralis gebildet mit einer Öffnung, die von einem Gewebsstrang, der die Wirbelkörper miteinander verbindet, durchzogen wird.

Toluidinblau: Starke Metachromasie des Gelenkknorpels und der perichordalen Gewebsbrücke zwischen den Wirbelkörpern. Chordascheide, soweit vorhanden, aufgequollen, helllila. Metachromasie des Meniscus (Abb. 3).

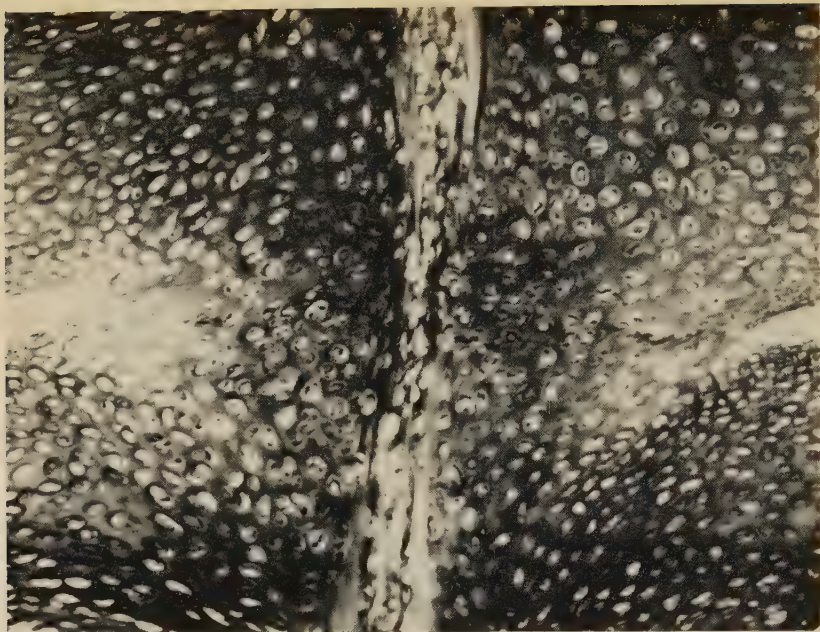


Abb. 3. 17 Tage 14 Stunden alter Hühnerembryo, Halswirbelsäule, Sagittalschnitt. Anlage des Ligamentum suspensorium corporum vertebralis mit zentral gelegenem Chordarect. Toluidinblau, 10 μ , Vergr. 200fach.

PJS: Positive Reaktion der Grundsubstanz des Perichondrium und des Gelenkknorpels mit zunehmender Abschwächung nach innen. Die perichordal gelegenen Vorknorpelzellen, die den Strang durch das Gelenk bilden, haben eine dem übrigen Knorpel entsprechende Reaktionsintensität mit einer Verstärkung im Zentrum. Meniscus intervertebralis positiv (Abb. 4).

Ein- und zweijährige Hühnchen

Die Befunde gründen sich auf die Untersuchung von fünf Wirbelkörpergelenken des Halses. Die Gelenke werden durch einen Meniscus in zwei Abteilungen getrennt. Zentral zieht durch eine runde Öffnung von kranial nach kaudal ein schwacher, von Fettgewebe aufgelockerter Bindegewebsstrang, der durch ausscherende Faserzüge mit dem Meniscus in Verbindung steht. Allerdings wurde dieses Längsband zweimal nicht gefunden. Der Meniscus besteht aus Faserknorpel, mit Ausnahme der gelenkkapselnahen Abschnitte, die von einem straffen Bindegewebe gebildet werden. Histochemische Reaktionen ohne Besonderheiten.



Abb. 4. 17 Tage 14 Stunden alter Hühnerembryo. Sagittalschnitt. Anlage des Ligamentum suspensorium corporum vertebralium. PJS-Reaktion nach McManus, 10 μ , Vergr. 170fach.

Zusammenfassung der Befunde

Das Ligamentum suspensorium corporum vertebralium entsteht aus einer um die Chorda gelagerten Zellschicht des Intervertebralabschnittes. Es weist die gleichen histochemischen Reaktionen wie die vorknorpeligen Wirbelkörper und die späteren knorpeligen Gelenkenden auf. Bei Verfolgung der Entwicklung dieses Abschnittes sieht man, daß die Zellen immer mehr in eine gestreckte Form übergehen und den Charakter eines Perichondrium annehmen. Dabei wird die Chorda völlig zusammengedrängt bei gleichzeitig verlaufender Bildung des Gelenkspaltes. Es konnte hier mehrmals ein Zelleinbruch in die bereits stark veränderte Chorda gesehen

werden. Von diesem Punkt breiten sich die Zellen nach kranial und kaudal aus. Beim älteren Hühnchen besteht das Band aus kollagenen Fasern, die durch Fettzellen aufgesplittert sind. Einzelne Fibrillenbündel strahlen in den Meniscus intervertebralis ein.

Die Menisci entstehen aus der äußeren Zone des Intervertebralabschnittes. Die Zellen unterscheiden sich kaum morphologisch, doch deutlich histochemisch. Die Metachromasie nach Toluidinblau wird hier erst am 10. Tage sichtbar, während die perichordal gelegenen Zellen, die zum Ligamentum suspensorium werden, bereits früher reagieren. Zu diesem Zeitpunkt treten schon vereinzelt Gelenkspalten auf.

Die PJS-Reaktion verhält sich gleichfalls unterschiedlich. Zwischen dem 6. und dem 8. Tage ist der Ausfall bei den perichordal gelegenen Zellen PJS-positiv, während er bei den lateralen Abschnitten erst vom 10. Tage an, nun aber in stärkerem Maße, erkennbar wird. Parallel hierzu nimmt die PJS-Reaktion des perichordalen Zellringes ab, jedoch ohne das Zentrum, das sogar eine Zunahme erkennen läßt. Dies entspricht dem Kern des späteren Ligamentum suspensorium.

D. Besprechung

Die Befunde sollen im Sinne der in der Einleitung gegebenen Tabelle diskutiert werden. Die Entstehung der vorknorpeligen Wirbelkörper und des Intervertebralabschnittes bis zum 5. Bebrütungstag ist hinreichend bekannt; daher erscheint eine neue Wiedergabe überflüssig.

Wir können Schwarck (1873) bestätigen, daß in der frühembryonalen Entwicklung die Chorda vollkommen von einer Vorknorpelschicht umgeben ist, die er als chordalen Wirbelkörper bezeichnete. Hingegen sprach Jäger (1858) noch von einer Zellmasse, die Balfour (1881) ebenfalls nicht näher definierte. Als Faserring kann diese Gewebsanordnung, wie es Froriep (1883) tat, nicht bezeichnet werden.

Piiper (1928) meinte, daß aus der zentralen Zone des primären Intervertebralknorpels wahrscheinlich das Ligamentum suspensorium entstehen würde. Dieser Befund hat nach unseren histologischen und histochemischen Untersuchungen volle Gültigkeit. Die Entstehung des Ligamentum suspensorium aus zwei anders gearteten geweblichen Vorstufen, zuerst Vorknorpel, späterhin

Perichondrium, ist funktionell erklärbar. Insbesondere hat Krompecher (1937) mehrfach darauf hingewiesen, daß die Ursache für die Bildung von Knorpel aus einem embryonalen Mesenchym Druck, für die Entstehung von straffem Bindegewebe Zug ist. Im Hinblick auf die hier mitgeteilten Ergebnisse kann gefolgert werden: Der Vorknorpel wird durch ein embryonales Perichondrium ersetzt, welches ringförmig die Chorda dorsalis umgreift. Nach erfolgter Gelenkspaltbildung wird dieser zentrale Strang durch die Wirkung der Muskulatur auf Zug beansprucht, und es kommt zur Bildung von straffem Bindegewebe.

In bezug auf die Entwicklung der Menisci stimmen unsere Ergebnisse nicht mit Gegenbaur (1874) und Schwarck (1873) überein, nach denen die Zwischenscheiben aus einem Intervertebralknorpel entstehen sollen. Diese entwickeln sich vielmehr aus einem Mesenchym, welches das perichordale vorknorpelige Gewebe umgibt. In den ersten Lebensmonaten differenzieren sie sich zu einem reifen Faserknorpel.

Die Ansicht von Froriep (1883), der die Menisci aus einer Bindegewebsschicht an der kranialen Fläche des Wirbelkörpers ableitete, kann von uns nicht bestätigt werden. Bei dem zahlreichen Untersuchungsmaterial sahen wir die erste Spaltbildung für das Gelenk kranial und kaudal eines sich bildenden Meniscus. Erst Piiper (1928) bezeichnete die äußere Zone des sekundären Intervertebralkörpers als die wahrscheinliche Anlage des Meniscus intervertebralis. Unsere Ergebnisse können dies bestätigen und ergänzen.

Zusammenfassung

Über die Differenzierung der Intervertebralsegmente des Halses bei den Vögeln bestehen noch Unklarheiten. Die Arbeit beschreibt die Entstehung des Ligamentum suspensorium corporum vertebrarium und des Meniscus intervertebralis. Das Band entwickelt sich perichordal. Zuerst verbindet ein Vorknorpel die Wirbelkörper miteinander. Der Vorknorpel wird bei gleichzeitig verlaufender Gelenkspaltbildung von einem embryonalen Perichondrium, das in das Perichondrium des Gelenkes übergeht, abgelöst. Dieses formt sich infolge funktioneller Zugeinwirkung bei den Bewegungen der Halswirbelsäule zu kollagenem Bindegewebe. Im Zentrum des Bandes liegt die Chorda, die im Laufe der Entwicklung Rückbildungen erfährt. Die das Band umgebenden Anteile eines Intervertebral-

abschnittes werden zu dem Meniscus intervertebralis. Das Ligamentum suspensorium und der Meniscus intervertebralis zeigen in ihrer Entwicklung histologische und histochemische Unterschiede.

Schrifttum

Balfour, F. M.: Chorda und Wirbelsäule. Hdb. d. vergl. Embryologie. Jena, Gustav Fischer Verlag 1881. — Barkow: zit. bei Jäger. — Froriep, A.: Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. I. Beobachtung an Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. und Physiol., Anat. Abt. (1883) 177. — Gegenbaur, C.: Grundriß der vergleichenden Anatomie. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann 1874. — Gegenbaur, C.: Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann 1898. — Gomori, G.: Microscopic Histochemistry. The University of Chicago Press 1953. — Jäger, G.: Das Wirbelkörpergelenk der Vögel. Sitzungsber. d. Math.-naturwiss. Classe d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. XXXIII (1859) 527. — Krompacher, S.: Die Entstehungsbedingungen des Faserknorpels. Anat. Anz. Erg.-Heft zu Bd. 85 (1937/38) 229. — Männich, H.: Beiträge zur Entwicklung der Wirbelsäule von Eudypus chrysocome. Jena, Gustav Fischer Verlag 1902. — McManus, J. F. A.: Nature 158 (1946) 202. — Meckel, J. F.: System der vergleichenden Anatomie II, 2, Halle, Rengersche Buchhandlung 1825. — Piiper, J.: On the Evolution of the Vertebral Column in Birds, illustrated by its Development in Larus and Struthio. Phil. Transact. Royal Soc. of London 216 B (1928) 285. — Remak, R.: Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin, Verlag von G. Reimer 1850/55. — Remane, A.: Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge. Hdb. d. vgl. Anat. d. Wirbeltiere. IV (1936). — Schauinsland, H.: Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. Hdb. d. vgl. experimentellen Entwicklungslehre d. Wirbeltiere von O. Hertwig, 19. Lieferung, Bd. III, Teil II, Jena, Gustav Fischer Verlag 1906. — Schwarck, W.: Beiträge zur Entwicklung der Wirbelsäule bei den Vögeln. Hasse: Anatomische Studien, Leipzig, Engelmann-Verlag 1873. — Wiedersheim, R.: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Jena, Gustav Fischer Verlag 1883.

Dr. Rolf Bertolini,
Leipzig S 3, Leanderweg 2

Eine Variation der Lamina pretrachealis beim Menschen¹

Von

R. Willnow¹

Mit 1 Abbildung

(Eingegangen am 19. Oktober 1957)

Die Variationsfreudigkeit der Lamina pretrachealis (PNA, nach den JNA Fascia colli media) und ihrer Elemente ist lange bekannt (Henle, 1871; Sharpey et al., 1876). Sie wird auch neuerdings wieder betont (Testut et Latarjet, 1948; v. Lanz und Wachsmuth, 1955). Das Verhalten der Lamina pretrachealis ist bereits bei den Mammalia uneinheitlich, wie schon Stanius (1946) zusammenfassend mitteilte. Unter den Sauropsiden besitzen die Reptilien in der Norm noch eine einheitliche Muskelplatte als Primitivmerkmal für den höheren Vertebratenbauplan. Der Mensch ist dem Trend zur ökonomischen Gestaltung, im Sinne einer Reduzierung von Muskelschichten in Fascien mit aponeurotischen Verstärkungen und Muskelpfeilern oder beidem, weitgehend gefolgt, und Atavismen treten zeitweise als Variationen auf. Sie werden weitgehend vollständig von v. Lanz und Wachsmuth (1955) systematisiert, nachdem bereits Henle (1871) sie breit kasuistisch aufgeführt hatte. Die Einzelfälle zeigen alle Übergänge von einfachen Verdopplungen muskulärer Elemente der Lamina pretrachealis bis zur sehr seltenen, fast vollständigen muskulären Ausprägung, wie sie Virno (1928) beschrieb.

Die von uns beobachtete Variation fand sich bei einem 48jährigen Manne. Seine rechtsseitige Unterzungenbeinmuskulatur enthielt eine oberflächlich liegende, teils fest geschlossene, teils in Bäuche, teils in einzelne Faserbündel zerlegbare Muskelplatte (Abb. 1, 1–9):

¹ Herrn Prof. Dr. Günther Hertwig zum 70. Geburtstag gewidmet.

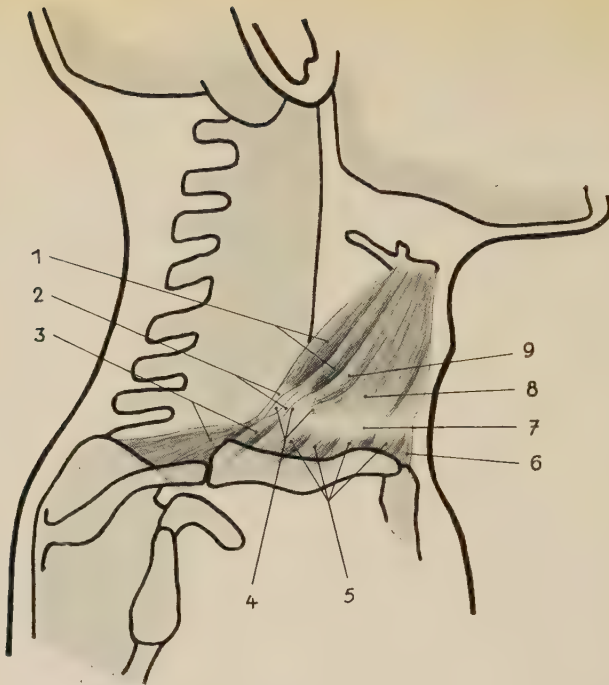


Abb. 1. Erklärung s. Text. (In Anlehnung an v. Lanz und Wachsmuth.)

Einen Musculus (epi)-sterno-cleido-omohyoideus, bestehend aus einer Pars (epi)-sterno-cleido-hyoidea und einer Pars omohyoidea (Abb. 1, 4–9 und 1–3).

Der Ursprung der Platte erstreckte sich vom oberen Rande der rechten Seite des Manubrium sterni entlang der Clavicula und dem Margo superior der Scapula bis zu ihrem Angulus superior sowie den dazwischenliegenden Gelenkkapseln und Bändern. Die Muskelfasern setzten konvergierend über eine die ganze Breite der Platte durchsetzende Zwischensehne am unteren Abschnitt der Vorderseite des gesamten rechten Teiles des Corpus des Zungenbeines an. Die seitlichen Begrenzungen waren der Außenrand des Musculus omohyoideus und die Linea alba des Halses.

Die Pars omohyoidea (Abb. 1, 1–3) war als ein besonders kräftiger Musculus omohyoideus quadriceps entwickelt. Seine Zwischensehne lag in normaler Höhe, war jedoch verdoppelt (Abb. 1, 2). Sie hatte die regelrechte Beziehung zur Gefäßscheide der Vena jugularis

interna. — Die beiden Omohyoideusbäuche ließen sich von der Zwischensehne ausgehend etwa 3 cm weit nach cranial (Abb. 1, 1) und 2 cm weit nach caudal (Abb. 1, 3) in jeweils zwei weitere Bäuche zerlegen. In größerer Entfernung von der Sehne verschmolzen sie zu einheitlichen Muskelindividuen. Oberflächliche Bündel ließen sich nur noch kurzstreckig weiterhin voneinander trennen. Der gemeinsame Ursprung der vereinigten Teile des unteren Bauches war nach dorsal-medial vom Angulus superior des Schulterblattes bis zur Basis ihres Processus coracoideus auseinandergezogen, der Ansatz lag an normaler Stelle, am lateralen Teil des Zungenbeinkörpers.

Die Pars sternocleidohyoidea (Abb. 1, 4–9) wurde durch eine Zwischensehne (Abb. 1, 7) vom Charakter einer *Intersectio tendinea* geteilt, die sich von der Omohyoideussehne ausgehend horizontal bis zur Mittellinie erstreckte. Die in sie einstrahlenden Sehnenfäden überkreuzten sich zum Teil völlig ungeordnet. Ebenso verhielten sich die Sehnenfäden der nächst der Linea alba des Halses von der Extremitas sternalis des Schlüsselbeines und dem Ligamentum interclaviculare entspringenden Muskelbündel.

Ein besonderer Bauch ließ sich (Abb. 1, 9) zwischen der Pars omohyoidea und der Pars sternocleidohyoidea gut auf eine Strecke von 3 cm abgrenzen. Er entsprang aus der *Intersectio tendinea* und setzte am Corpus des Os hyoideus zwischen den Ansätzen der beiden Partes an. Er ließ sich im Ansatzgebiet nicht mehr sicher von ihnen trennen.

Vier größere Bündel (Abb. 1, 5) konnten zwischen Clavicula und *Intersectio tendinea* voneinander isoliert werden, ein weiteres (Abb. 1, 6) zwischen Ligamentum interclaviculare bzw. Manubrium sterni und *Intersectio*. Lücken, wie die 1928 von Virno beschrieben, waren nicht nachweisbar. Der Muskel umschloß dagegen drei kleine, locker bindegewebig ausgefüllte Lücken (Abb. 1, 4) oberhalb der *Intersectio tendinea*. Statt einer Beschreibung sei auf die Abbildung verwiesen.

Die Muskulatur der Pars omohyoidea (Abb. 1, 1–3) zeichnete sich durch besondere Kräftigkeit aus, während die Pars sternocleidohyoidea (Abb. 1, 4–9) stellenweise recht dünn geblieben war, besonders die der Linea alba und der *Intersectio* anliegenden Teile. Die Omohyoideuszwischensehne und die *Intersectio tendinea* waren stark und derb.

Eine Lamina pretrachealis im üblichen Sinne war nicht vorhanden, nur ein normales Perimysium externum auf der Vorder- und Rückseite der Muskulatur.

Der ganze Muskel wurde aus der Ansa nervi hypoglossi innerviert.

Die Muskulatur der Regio colli dextra et sinistra verhielt sich sonst normal.

Die bei uns gefundene Variation bereichert die Reihe der bisher bekannten durch ihre ausgeprägte Differenzierung bei unilateral vollständiger muskulärer Ausprägung. Phylogenetisch kann sie daher nicht mehr als ausgesprochene Primitivform verstanden werden, wie die Variation von Virno (1928), sondern bedeutet bereits einen Schritt auf dem Wege zur ökonomischen Auflösung der Muskelplatte. Das vergleichend-anatomisch den Reptilien ähnliche Verhalten legt nahe, die Variation als einen Atavismus aufzufassen. Diese Ansicht von Gegenbaur (1876) wird sowohl durch die Formbildung als auch durch die Innervation belegt. Die Interpretationen von Gegenbaur (1876) und Henle (1871) sind bereits eingehend von Virno (1928) besprochen worden.

Schrifttum

Gegenbaur, C.: Über den Musculus omohyoideus und seine Schlüsselbeinverbindungen. *Morph. Jahrb.* 1 (1876) 97. — Gegenbaur, C.: *Lehrbuch der Anatomie des Menschen*, 345, Lpz. 1883. — Henle, J.: *Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen*, 121, Braunschweig, II. Aufl., 1/3 (1871). — v. Lanz und W. Wachsmuth: *Praktische Anatomie*. I/2, Hals, 200, Berlin-Göttingen-Heidelberg, 1955. — Sharpey, A., A. Thomson und E. A. Schäfer: *Quain's Elements of Anatomy*, 1, 299, London, 1876. — Stannius, H.: *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie*, II, Wirbeltiere, 385, Berlin 1846. — Testut, L., et A. Latarjet: *Traité d'Anatomie Humaine*, I, 832, 9. Aufl., Paris 1948. — Virno, V.: Sul significato morfologico della fascia cervicale media nell' uomo, *Ric. Morph.* VIII (1928) 183. — Ausgiebige Schrifttumsangaben bei v. Lanz und Wachsmuth, *Praktische Anatomie*, I/2, 468, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1955.

Dr. Richard Willnow,
Berlin-Zehlendorf, Jugenheimer Weg 12

Verantwortlich für die Schriftleitung: Prof. Dr. Günther Hertwig, Halle/Saale, Große Steinstraße 51. — Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G., Leipzig C 1, Sternwartenstraße 8, Fernruf 2 78 36. — Veröffentlicht unter der Lizenz-Nr. 5045 des Ministeriums für Kultur der Deutschen Demokratischen Republik.

Herstellung: III-9-5 1417 VEB Landesdruckerei Sachsen, Dresden A 1

